

44
71
749
Е.П.Алешин, А.А.Пономарев

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ





ГЛАВАРХИВ
МОСКВЫ



МОИ
документы
государственные услуги
МОСКВА

340522

ПРИМИ УЧАСТИЕ В ПРОЕКТЕ

с заботой об истории
Москва

Если у тебя или твоих родных есть документы периода Великой Отечественной войны, ты можешь поделиться ими с городом!

23834

Ждем тебя в любом центре госуслуг «Мои Документы».
Все материалы будут бережно переданы на хранение в Главархив
Москвы для создания электронной библиотеки и интерактивного музея.



240322

учебники и учебные
сельскохозяйственн

Е. П. АЛЕШИН,

ФИЗИОЛОГ

Допущено Главн
и среднего сельс
вания Министерс
СССР в качеств
агрономических
сельскохозяйств

223

МОСКВ

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ СРЕДНИХ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

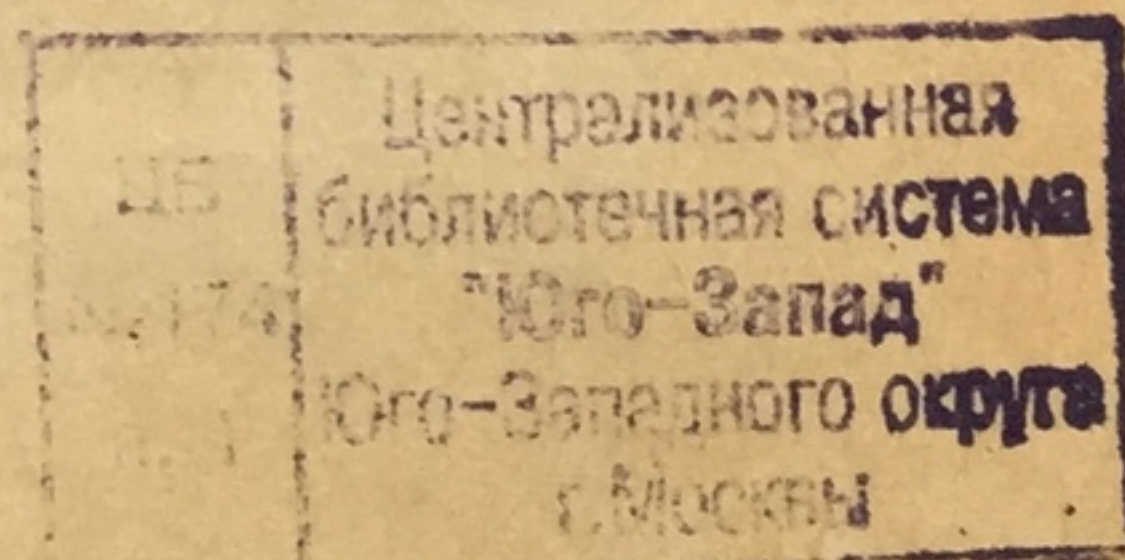
Е. П. АЛЕШИН, А. А. ПОНОМАРЕВ

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Допущено Главным управлением высшего
и среднего сельскохозяйственного образо-
вания Министерства сельского хозяйства
СССР в качестве учебного пособия для
агрономических специальностей средних
сельскохозяйственных учебных заведений



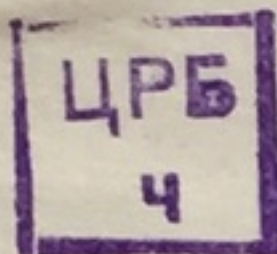
МОСКВА «КОЛОС» 1979



ББК 41-28.57

A49

УДК 581.1(075.3)



ЦРБ №-174 Октябрьского
района г. Москвы
ул. Стюнтелей, д.8, пер. 2

ЦЕНТРАЛИЗОВАННАЯ
БИБЛИОТЕКА
Октябрьского рай.
г. Москвы

340322

86

А 49 Алешин Е. П., Пономарев А. А.
Физиология растений. — М.: Колос, 1979. —
263 с., ил. — (Учебники и учеб. пособия для сред.
с.-х. учеб. заведений).

Учебное пособие для учащихся средних сельскохозяйственных
учебных заведений. В книге даны представления о клетке как струк-
турной и функциональной единице, рассмотрены процессы водообмена,
фотосинтеза, дыхания и минерального питания, закономерности роста
и развития растений и их взаимоотношения с окружающей средой.

А 40301—190
035(01)—79 180—79. 3803010300

ББК 41,2
581.4

© Издательство «Колос», 1979

Предмет
одна из наиб
логических на
ники, укрепну
гия растений
Физиолог
тения и плод
и накопления
обеспечивающ
водить себя в

Раскрывая
тений, т. е. из
средой, физио
темы меропри
сельскохозяйст
изучающие за
базой для агр
пользовать по
зяйственной ку

Исходя из
чтобы научить
процессами с
ва продукции р
Следует за
ческой дисципли
с тем физиоло
таких, как раст
семеноводство и

Функции ра
зиологии растен
зеленых растений
их способность
шими существ
этой основе раз
отношении зелен
ных организмов
зование которых

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
--------------------	---

Раздел первый

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Клетка — структурная и функциональная единица организма	7
Белки	8
Аминокислоты и нуклеиновые кислоты	11
Ферменты	13
Углеводы	18
Липиды	21
Витамины	23
Защитные вещества клетки	25
Вода и минеральные соли	26
Молекулярный состав и органоиды клетки	27

Раздел второй

ВОДНЫЙ РЕЖИМ

Значение воды для организма	34
Состояние воды	37
Поглощение воды	39
Передвижение воды	41
Выделение воды	44
Водный баланс растений	47
Лабораторно-практические занятия	49

Раздел третий

УСВОЕНИЕ УГЛЕРОДА И ЭНЕРГИИ СВЕТА

Возникновение фотосинтеза	55
Значение фотосинтеза для живых организмов	56
Хлоропласты	58
Характеристика света	61
Особенности фотохимической реакции	64
Фотохимические реакции фотосинтеза	66
Биохимические реакции	68
Энергообмен растений	69
Внешние условия и фотосинтез	71
Фотосинтез и урожай	73
Лабораторно-практические занятия	74

Раздел четвертый

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Дыхание в онтогенезе	79
Дыхание — основа обмена веществ и энергии	81
Роль митохондрий в процессе преобразования энергии	84
Ферментная система переноса электрона и протона	85

Анаэробное окисление	87
Аэробное окисление	91
Внешние условия и дыхание	97
Лабораторно-практические занятия	99

Раздел пятый

КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Корень — орган поглощения элементов питания	103
Физиологическая характеристика элементов питания	109
Поглощение ионов корневым волоском	126
Круговорот веществ в природе	133
Диагностика минерального голодания растений	138
Применение удобрений и качество урожая	148
Лабораторно-практические занятия	156

Раздел шестой

ПРЕВРАЩЕНИЕ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Превращение и передвижение углеводов	167
Образование и распределение липидов	170
Синтез и гидролиз белков	176
Физиолого-биохимические процессы, протекающие при образо- вании семян и их прорастании	189
Влияние условий внешней среды на биосинтез органических веществ в растениях	191
Лабораторно-практические занятия	195

Раздел седьмой

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост как процесс новообразования элементов структуры растения	200
Тропизмы, нутации, настии	215
Понятие об индивидуальном развитии как процессе онтогене- тического формообразования	218
Основные подходы к установлению разнокачественных эта- пов онтогенеза	222
Внутренние и внешние факторы старения и омоложения растений	228
Лабораторно-практические занятия	233

Раздел восьмой

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ВНЕШНИМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Генотипическая устойчивость растений к внешним условиям среды	236
Температуристойчивость растений	241
Водостойчивость растений	247
Солеустойчивость растений	255
Лабораторно-практические занятия	258
Библиографический список	261

ВВЕДЕНИЕ

Предмет и задачи физиологии растений. Физиология растений — одна из наиболее успешно развивающихся в настоящее время биологических наук. Возникнув как отрасль экспериментальной ботаники, окрепнув и обретя самостоятельность, современная физиология растений стала основой растениеводства.

Физиология растений изучает процессы роста и развития, цветения и плодоношения, почвенного и воздушного питания, синтеза и накопления пластических веществ, т. е. совокупность процессов, обеспечивающих способность растения строить свое тело и воспроизводить себя в потомстве.

Раскрывая зависимость этих процессов от условий жизни растений, т. е. их роль во взаимоотношениях организма с внешней средой, физиология растений создает теоретическую основу для системы мероприятий, направленных на повышение продуктивности сельскохозяйственных культур. Физиологические исследования, изучающие закономерности поведения растений, служат научной базой для агротехнических рекомендаций, позволяют полнее использовать потенциальные возможности той или иной сельскохозяйственной культуры.

Исходя из этого, задача физиологии растений состоит в том, чтобы научить управлять протекающими в организме растений процессами с целью получения максимально возможного количества продукции растениеводства с единицы площади.

Следует заметить, что физиология растений, являясь биологической дисциплиной, тесно связана с физикой и химией. Вместе с тем физиология растений лежит в основе агрономических наук, таких, как растениеводство, почвоведение, земледелие, селекция, семеноводство и др.

Функции растения. Круг вопросов, составляющих предмет физиологии растений, определяется специфическими особенностями зеленых растений, среди которых наиболее значительной является их способность питаться неорганическими веществами, не содержащими существенных запасов химической энергии, и создавать на этой основе разнообразные, богатые энергией соединения. В этом отношении зеленые растения принципиально отличаются от животных организмов, а также от бесхлорофилльных растений, существование которых невозможно без органических веществ.

1979. —
ля сред.

яйственных
как струк-
водообмена,
ности роста
редой.

ББК 41,2
581.4

лос», 1979

Свойственные растениям особенности питания в значительной степени влияют на их общую морфологию и структуру. В отличие от животных, имеющих компактное строение, растения обладают исключительно развитой поверхностью наземных и подземных органов благодаря присущей им способности к ветвлению, в связи с чем увеличиваются объемы почвы и воздуха, доступные растениям.

Корни растений поглощают из почвы воду и элементы минерального питания, внесенные с азотными, фосфорными и калийными удобрениями. Тем самым они поддерживают круговорот элементов в природе и плодородие почвы.

Листья поглощают световую энергию солнечных лучей и углекислый газ из воздуха. В процессе фотосинтеза световая энергия превращается в химическую энергию сложных органических веществ — белков, липидов, углеводов, кислот, витаминов, ферментов. Выделяющийся при этом кислород служит для дыхания живых организмов.

Человек использует физиолого-биохимическую функцию растения (образование урожая) для обеспечения своей жизнедеятельности. Изучение этой функции помогает ему выращивать сельскохозяйственные культуры в различных агроэкологических зонах, выводить высокоурожайные сорта и эффективно использовать химические и биологические методы защиты растений от сельскохозяйственных вредителей и болезней.

Достижения в физиологии растений. В последние два десятилетия физиология обогатилась данными по биохимии. Установлено, что цитоплазма обладает свойством, обуславливающим большую лабильность ферментативного аппарата и дающим возможность осуществлять специфичность обмена веществ данного органа при постоянном изменении условий внешней среды.

Американские ученые Арнон и Кальвин расшифровали химизм фотосинтеза. В световых реакциях фотосинтеза солнечная энергия используется на восстановление НАДФ* и фосфорилирование АДФ**. Причем хлорофилл выполняет роль «электронного насоса», перекачивающего электроны от воды к их акцепторам. Темновые реакции фотосинтеза, в результате которых образуются органические вещества, могут протекать по типу C_3 или C_4 . В первом случае первичным продуктом является фосfogлицериновая кислота, состоящая из трех углеродных атомов, а во втором — щавелевоуксусная кислота, состоящая из четырех атомов углерода.

* НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат) — активная группа (кофермент) ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции, происходящие в живом организме.

** АДФ — аденозиндифосфорная кислота.

При изучении дыхания растений установлены реакции фосфорилирования глюкозы и АДФ в процессе гликолиза; АДФ — в цикле Кребса и при переносе электрона водорода по электронно-транспортной цепи от ди- и трикарбоновых кислот к кислороду воздуха.

Установленные под руководством В. Л. Креговича закономерности аминокислотного обмена служат дополнением к работам Д. Н. Прянишникова по азотному обмену. Большая работа проведена по изучению процесса взаимопревращения липидов и углеводов, в основе которого лежит образование триозофосфатов и ацетил-Ко-А — исходных веществ для биосинтеза глицерина и жирных кислот.

Большие успехи достигнуты в области минерального питания растений (разработка и применение рациональных систем удобрений для увеличения урожая зерновых культур), водного режима (установление критических периодов водообмена у растений), адаптации (повышение зимостойкости, засухоустойчивости и солестойкости сельскохозяйственных культур).

Перечисленные и многие другие достижения являются результатом изучения растений с учетом их эволюции.

Так, повышение засухоустойчивости растений связано с мелко-клеточностью, высокой эластичностью цитоплазмы и большой вододерживающей силой клеток. В процессе эволюции растения все дальше отходили от водоемов и, следовательно, испытывали угнетающее действие водного дефицита: рост задерживался и ткани становились мелкоклеточными. Это свойство использует человек в агрономической практике: при слабом подсушивании проростков взрослое растение переносит засуху без видимых повреждений.

Физиология растений и сельское хозяйство. Исследования по физиологии сельскохозяйственных растений улучшают культуру земледелия. Мировой известностью пользуются сорта озимой пшеницы Безостая 1, Аврора, Кавказ, выведенные П. П. Лукьяненко на основе биофизических методов анализа степени устойчивости растений озимой пшеницы.

Физиолого-биохимические анализы масличных культур легли в основу селекции подсолнечника, сои, клещевины и других растений, проводимой В. С. Пустовойтом, получившим высокомасличные сорта подсолнечника. Биохимические исследования зерна кукурузы позволили М. И. Хаджинову вывести высоколизинные формы кукурузы.

Широкой известностью в рисосеющих районах пользуется рациональная система удобрений под рис, разработанная физиологами Кубанского СХИ и ЦНИИ риса, благодаря которой колхозы и совхозы Кубани повышают урожайность риса до 100 ц с 1 га.

Изучение дыхания и витаминного обмена у плодов послужило основой для разработки эффективного способа хранения плодов в холодильниках с использованием полиэтиленовых емкостей.

Дальнейшее развитие сельского хозяйства сопряжено с увеличением количества продуктов для населения и сырья для промышленности. В Отчетном докладе XXV съезду КПСС Генеральный секретарь ЦК КПСС Л. И. Брежнев сказал: «Наиболее актуальная задача — рост зернового производства... Среднегодовые сборы зерна необходимо поднять минимум на 35—40 миллионов тонн... Выделяя задачу увеличения производства зерна, мы в то же время не можем ослаблять внимания и к другим сельскохозяйственным культурам. Значительного роста надо добиться в производстве сахарной свеклы, хлопка, овощей, фруктов».

Для выполнения этой задачи в десятой пятилетке колхозы и совхозы получают 467 млн. т удобрений и в полтора раза увеличатся поставки современной высокопроизводительной и разнообразной техники. Это послужит хорошей основой для развертывания работ по физиологии растений, направленных на более глубокое изучение физиолого-биохимических процессов в растительных клетках, работу приемов получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур, изменение природы растений и регулирование их вегетационного периода.

Контрольные вопросы

1. Почему физиология растений является теоретической основой агрономических дисциплин?
2. Какие задачи решает физиология растений?
3. Чем отличаются растительные организмы от животных?
4. Достижения физиологии растений и применение их в сельском хозяйстве.

ФИЗИОЛО
РАСТ

КЛЕТКА — СТРУ
ЕД

Органический
бой совокупность
состоять только из
росли, микробы) и
растения, животные
растительных отсу
протопласта. У ра
протопласта, окру
одной оболочки бе
ксилемы не имеют
выполняют опреде

Клетка предст
нальную единицу
организм увеличи
новых клеток. Каж
функцию, направл
ности организма.
ложение клеток в
жизнью от возник

В определенн
за счет образова
ществ, составляю
время она превра
являющиеся осно
нических или ассим

Таким образом
тема является осно
Растительные
щие живую матер
неживой материи

РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

КЛЕТКА — СТРУКТУРНАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЕДИНИЦА ОРГАНИЗМА

Органический мир земного шара представляет собой совокупность клеточных организмов. Они могут состоять только из одной клетки (одноклеточные водоросли, микробы) или из множества клеток (цветковые растения, животные). Клетки животных отличаются от растительных отсутствием твердой оболочки вокруг протопласта. У растений клетки могут состоять из протопласта, окруженного твердой оболочкой, или из одной оболочки без протопласта. Так, мертвые клетки ксилемы не имеют протопласта, но они не балласт, а выполняют определенную функцию в растении.

Клетка представляет собой структурную и функциональную единицу целого организма. В процессе роста организм увеличивает свою массу за счет образования новых клеток. Каждая клетка выполняет определенную функцию, направленную на обеспечение жизнеспособности организма. Несмотря на взаимоподчиненное положение клеток в организме, каждая живет своей жизнью от возникновения до смерти.

В определенный период своей жизни клетка растет за счет образования новых молекул органических веществ, составляющих оболочку и протопласт. В другое время она превращается в различные морфоструктуры, являющиеся основой проводящих, запасающих, механических или ассимилирующих тканей.

Таким образом, клетка как элементарная живая система является основой жизни организмов.

Растительные и животные организмы, представляющие живую материю, состоят из химических элементов неживой материи, тем самым подтверждая положение о единстве материального мира. Несмотря на глубокие

различия между растениями и животными, элементарный химический состав тесно сближает их.

Результаты химических анализов свидетельствуют о том, что живые организмы в основном состоят из кислорода, углерода, водорода и азота, которые входят в такие высокомолекулярные органические вещества, как белки, липиды, углеводы, органические кислоты. Металлы содержатся в очень небольших количествах, но они необходимы как активаторы ферментов и переносчики электронов в процессе окисления.

Клетка как элементарная живая система осуществляет обмен веществ, заключающийся в поглощении химических элементов из внешней среды, усвоении их и выделении продуктов распада органических веществ во внешнюю среду, где они минерализуются. Этот процесс, совершаемый клеткой, называется химическим самообновлением протопласта, который у молодых растений полностью обновляется за 72 ч, а у старых растений за 24 ч обновляется лишь около 3% его.

Самообновление протопласта не может осуществляться без энергии, которую клетка получает при распаде органических веществ или в процессе фотосинтеза. В обоих случаях количество энергии соответствует жизненному уровню клетки и обуславливается саморегулированием физиолого-биохимических процессов. Самообновление веществ и саморегулирование энергии приводят к тому, что клетка качественно меняется и становится способной к размножению, к образованию различных форм.

БЕЛКИ

Основным органическим веществом, обладающим самообновлением, саморегуляцией и размножением, является белок. Это высокомолекулярный полипептид, макромолекула которого состоит из длинной цепи, построенной из остатков сотен и тысяч аминокислот, соединенных пептидной связью $\text{CO}-\text{NH}$.

Белки составляют материальную основу жизненных процессов. Они входят в состав цитоплазмы и органоидов, вместе с липидами образуют мембраны, регулирующие проницаемость клетки и органоидов.

В воде белок набухает, образуя коллоид, в котором электрически заряженные белковые молекулы притягивают молекулы воды. Образуется плотная гидратная

оболочка, обуславливающая мицелл. Если в коллоид добавят вокруг гидратной оболочки ионы, счет электростатического притяжения молекуле. Масса молекулы оседает. На этом основан способ выделения коллоидов, который называется коагуляцией, который называется коагуляцией, который называется коагуляцией.

При нагревании белковой молекулы ультрафиолетовым светом или радиацией, спирта или солей наблюдается разрыв водородных связей.

Молекула раскручивается, связи, но потерей биологической функции называется денатурацией. Распад молекулы белка на аминокислоты возможен при кипячении в воде или щелочах.

В белковой молекуле различают три типа структуры. Первичная структура — это последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Молекулярная масса белка может достигать 6000, то цепь называется полипептидом. Полипептидные цепи могут быть свободными или связанными со строгим расстройством. Вторичное строение характеризуется наличием водородных связей между отдельными частями цепи при скручивании белковой молекулы. Третье строение называется третичным.

Третье строение характеризуется наличием дисульфидных связей между полипептидными цепями. В простейшем случае полипептидная цепь может быть замкнута в кольцо.

В четвертом строении молекулы белков могут быть связаны между собой пептидными связями. В простейшем случае полипептидная цепь может быть замкнута в кольцо.

оболочка, обуславливающая устойчивость коллоидных мицелл. Если в коллоид добавить хлористый натрий, то вокруг гидратной оболочки образуется сольватная за счет электростатического притяжения ионов соли к белковой молекуле. Масса молекулы увеличивается, и она оседает. На этом основан способ выделения белка из коллоида, который называется *высаливанием*. В клетке высоленный белок находится в виде алевроновых зерен.

При нагревании белковой молекулы или облучении ее ультрафиолетовым светом, при действии проникающей радиации, спирта или солей тяжелых металлов наблюдается разрыв водородных связей и солевых мостиков.

Молекула раскручивается с сохранением пептидных связей, но потерей биологических свойств. Это явление называется *денатурацией*. Разрыв пептидных связей и распад молекулы белка на отдельные аминокислоты возможны при кипячении коллоида в сильных кислотах или щелочах.

В белковой молекуле различают четыре вида структуры. Первичная структура обусловлена наличием крепких пептидных связей $\text{CO}-\text{NH}$, соединяющих остатки аминокислот в полипептидные цепи. Если относительная молекулярная масса такой цепи составляет 5000—6000, то цепь называется полипептидом, а если больше, то белком. Полипептидные цепи белка химически индивидуальны со строгим расположением аминокислот.

Вторичное строение характеризуется наличием, кроме пептидных связей, водородных связей $\text{O}\cdots\text{H}$, образующихся между отдельными пептидными группами при скручивании белковой молекулы по спирали. Поэтому вторичное строение иначе называется α -спиральным.

Третичное строение имеет, кроме перечисленных, сульфатные связи $\text{H}_2\text{C}-\text{S}-\text{S}-\text{CH}_2$, образующиеся между полипептидными цепями. При этом спирально закрученные полипептидные цепи могут располагаться в пространстве в трехмерном измерении, принимая различные пространственные конфигурации.

В *четвертичной* структуре белка обнаружены отдельные субъединицы полипептидных цепей, связанных между собой пептидными связями и обладающих специфичными пространственными конфигурациями.

Белки клетки бывают простые — протеины и сложные — протеиды.

Протеины по способности к растворению делятся на водорастворимые, солерастворимые и растворимые в этиловом спирте и слабых щелочах. Так, альбумины растворимы в воде, находятся во всех растительных тканях: в пшенице находится лейкозин, в горохе — ле-гумелин. Глобулины растворимы в растворах солей, большое количество их найдено в семенах бобовых и масличных культур: фазеолин в фасоли, глицин в сое. Проламины растворимы в 70%-ном этиловом спирте, они специфичны для злаковых культур: глиадин обнаружен в пшенице, гордеин — в ячмене. Глютелины растворимы в слабых щелочах, они находятся как в зеленых частях растений, так и в семенах: в пшенице имеется глютеинин, в рисе — оризенин.

Количественное содержание протеинов в семенах коррелирует с систематическими группами растений (табл. 1).

1. Содержание протеинов в семенах
(в %) (по А. В. Благовещенскому, 1966)

Систематическая группа растений	Альбу-мины	Глобули-ны	Глюте-лины	Проламины
Голосемянные	51,3	23,1	25,6	0
Двудольные	45,8	25,8	28,4	0
Однодольные	6,4	17,4	32,7	43,5

Преобладание альбуминов у голосемянных и прола-минов у однодольных обусловлено эволюцией расте-ний, уходящих все дальше от водной среды.

Протеиды представляют собой комплексы простых белков с небелковым компонентом, которым может быть липид, углевод, металл, пигмент, нуклеиновая кислота и т. д. Так, белки липопротеиды в качестве небелкового компонента содержат липиды. Эти белки широко рас-пространены в клетке. Из них состоят цитоплазма, ор-ганоиды клетки, цитоплазматические мембраны. Глико-протеиды содержат углевод и поэтому обладают теку-честью. Они составляют основу растительных слизей и камедей. Выполняют, по-видимому, защитную функцию. Металлопротеиды в основном являются ферментами, катализирующими биохимические реакции. Фермент ка-

талаза содержит жел-Хромопротеиды пред-пигментом.

В зеленых расте-филл, а у животных крови. Нуклеопроте-лоты — рибонуклеино-новую (ДНК). Эти б-клетки и рибосомах. Таким образом, пр-функциональными бел-ее жизнедеятельность

АМИНОКИСЛОТЫ

Как указывалось лот, представляющи-структурной единицы входящие в состав б-производные жирных-торых водород угле-ся в α -положении, за-формула аминокисло-

R может быть п-лот, ароматического-групп может быть о-одна или две.

Аминокислоты д-кие. К ациклически-вые (нейтральны-серосодержащие — (кислые — аспараг-основные — аргини-принадлежат арома-ческие (гистидин).

Аминокислоты р-зоваться, обладают-аминокислота ведет-как кислота. При с-лы наблюдается р-

еины и слож-

ю делятся на
створимые в
альбумины
растительных
горохе — ле-
орах солей,
бобовых и
лицин в сое.
вом спирте,
иадин обна-
телины раст-
как в зеле-
нице имеет-

в семенах
растений

Проламины
0
0
43,5

и прола-
ей расте-

простых
жет быть
кислота
белкового
око рас-
азма, ор-
Глико-
ют теку-
слизей и
ункцию.
ментами,
мент ка-

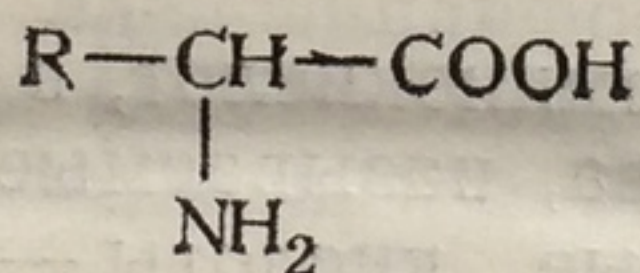
талаза содержит железо, а аскорбинатоксидаза — медь. Хромопротеиды представляют собой комплекс белка с пигментом.

В зеленых растениях широко распространен хлорофилл, а у животных — гемоглобин, входящий в состав крови. Нуклеопротеиды содержат нуклеиновые кислоты — рибонуклеиновую (РНК) и дезоксирибонуклеиновую (ДНК). Эти белки находятся в основном в ядре клетки и рибосомах.

Таким образом, протеиды являются структурными и функциональными белками клетки, от которых зависит ее жизнедеятельность.

АМИНОКИСЛОТЫ И НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

Как указывалось выше, белки состоят из аминокислот, представляющих мономер в виде элементарной структурной единицы белковой молекулы. Аминокислоты, входящие в состав белков, можно рассматривать как производные жирных или ароматических кислот, у которых водород углеводородного радикала, находящегося в α -положении, замещен аминогруппой NH_2 . Общая формула аминокислот:

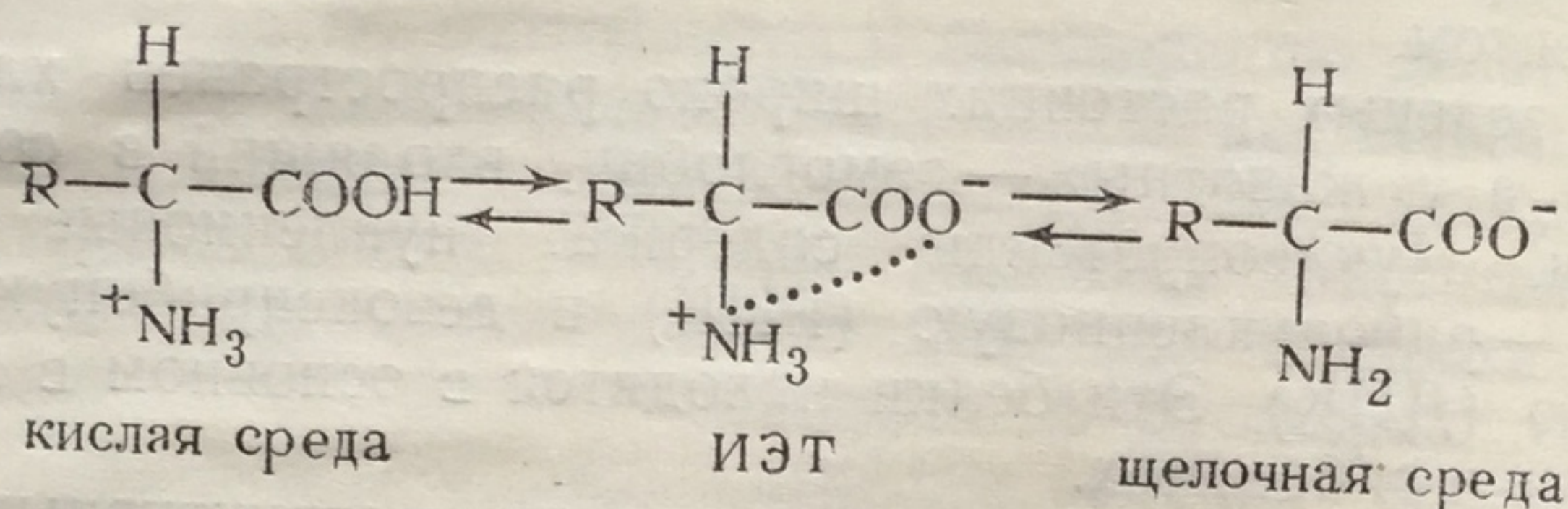


R может быть представлен остатками жирных кислот, ароматического кольца, гетероцикла и др. Аминогрупп может быть одна, две и более, а карбоксильных — одна или две.

Аминокислоты делятся на ациклические и циклические. К ациклическим относятся моноаминомонокарбоновые (нейтральные — аланин, оксикислоты — серин, серосодержащие — цистеин), моноаминодикарбоновые (кислые — аспарагиновая), диаминомонокарбоновые (основные — аргинин). К циклическим аминокислотам принадлежат ароматические (тирозин) и гетероциклические (гистидин).

Аминокислоты растворимы в воде, могут кристаллизоваться, обладают амфотерностью. В кислой среде аминокислота ведет себя как основание, а в щелочной — как кислота. При определенном значении pH у молекулы наблюдается равенство зарядов и она обладает

свойством внутренней соли. Такое значение рН называется *изоэлектрической точкой белка (ИЭТ)*.



Солеобразный характер аминокислоты проявляют при высокой температуре плавления (300°C), нелетучести, нерастворимости в органических растворителях.

С кислотами и щелочами аминокислоты образуют соли.

В состав белка входят 20 аминокислот: аланин, аргинин, аспарагиновая кислота, валин, глутаминовая кислота, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, оксипролин, орнитин, пролин, серин, треонин, триптофан, тирозин, фенилаланин, цистин, цистеин и 2 амида — аспарагин и глутамин. Для животных и человека незаменимыми аминокислотами являются: валин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин.

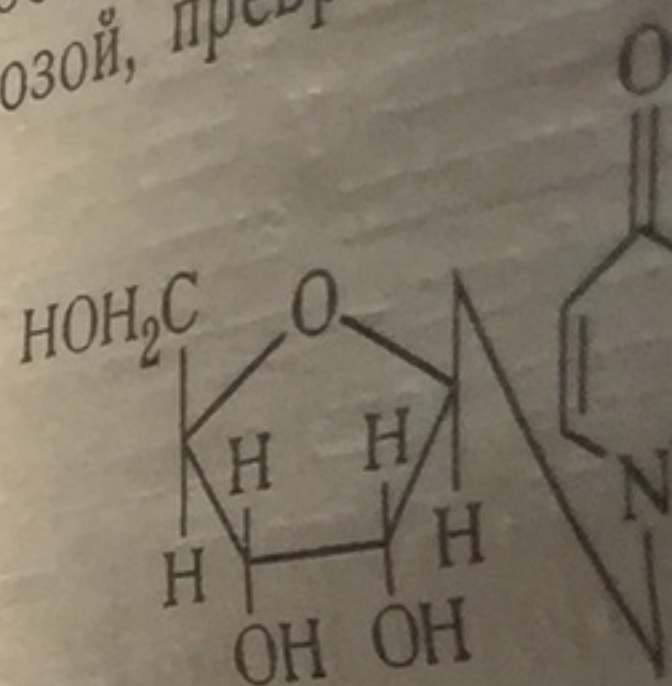
Кроме белков и аминокислот, в клетке имеются азотсодержащие вещества, называемые нуклеиновыми кислотами. Нуклеиновые кислоты — высокомолекулярные полинуклеотиды, обеспечивающие хранение и передачу генетической информации, принимающие непосредственное участие в биосинтезе белка. Большое количество нуклеиновых кислот обнаружено в клетках репродуктивных органов: в семяпочках мака 6%, в зародышах кедрового ореха 7%, пшеницы 8%, в клетках листьев и стеблей 1%.

Нуклеиновые кислоты состоят из остатков сахара пентозы, азотсодержащих пуриновых и пиримидиновых оснований и фосфорной кислоты. В составе РНК пентоза представлена рибозой, а ДНК — дезоксирибозой.

Пиримидиновые основания являются производными пиримидина и в нуклеиновых кислотах встречаются в виде остатков цитозина, 5-метилцитозина, урацила и тимина.

Пуриновые основания — аденин и гуанин — производные пурина. Отличаются от пиримидиновых основа-

ний наличием дополни
двумя атомами азота
Пуриновые или
нясь с рибозой или
соответствующие нук
бозой, превращается



уридин

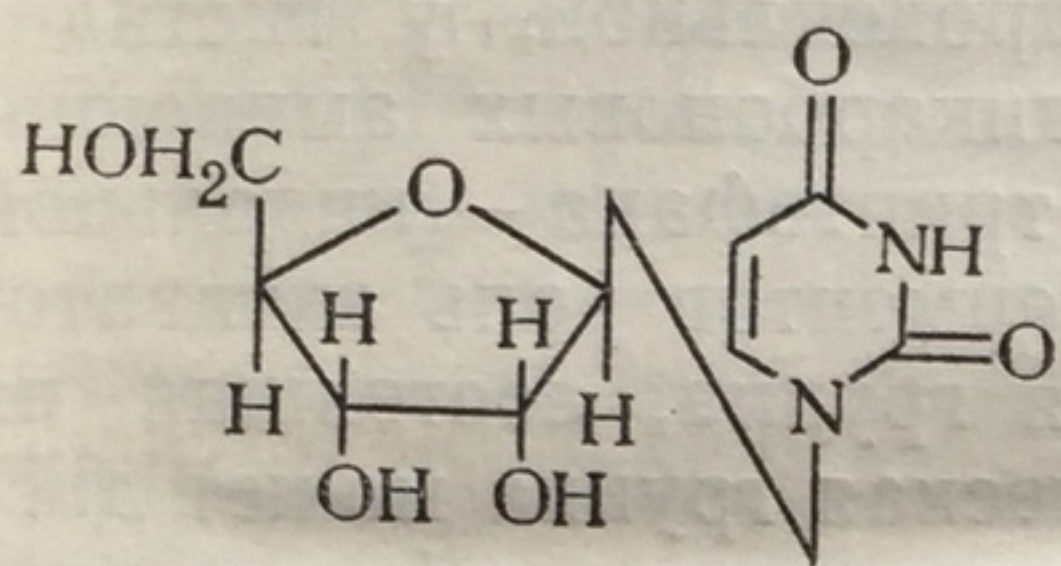
Нуклеозиды, соединяются с фосфорными кислотами, образуя нуклеотиды. Нуклеотиды являются строительными блоками, из которых построены нуклеиновые кислоты. Нуклеозиды могут фосфорилироваться, образуя моно-, ди- и трифосфаты. Остатками фосфорной кислоты являются фосфатные группы, которые участвуют в энергетических процессах клетки. Фосфат (ГТФ).

Таким образом, нуклеиновые кислоты являются основой жизни, а молекула ДНК — носителем генетической информации. В клетке, кроме нуклеиновых кислот, имеются и другие азотсодержащие вещества, участвующие в биосинтезе белка.

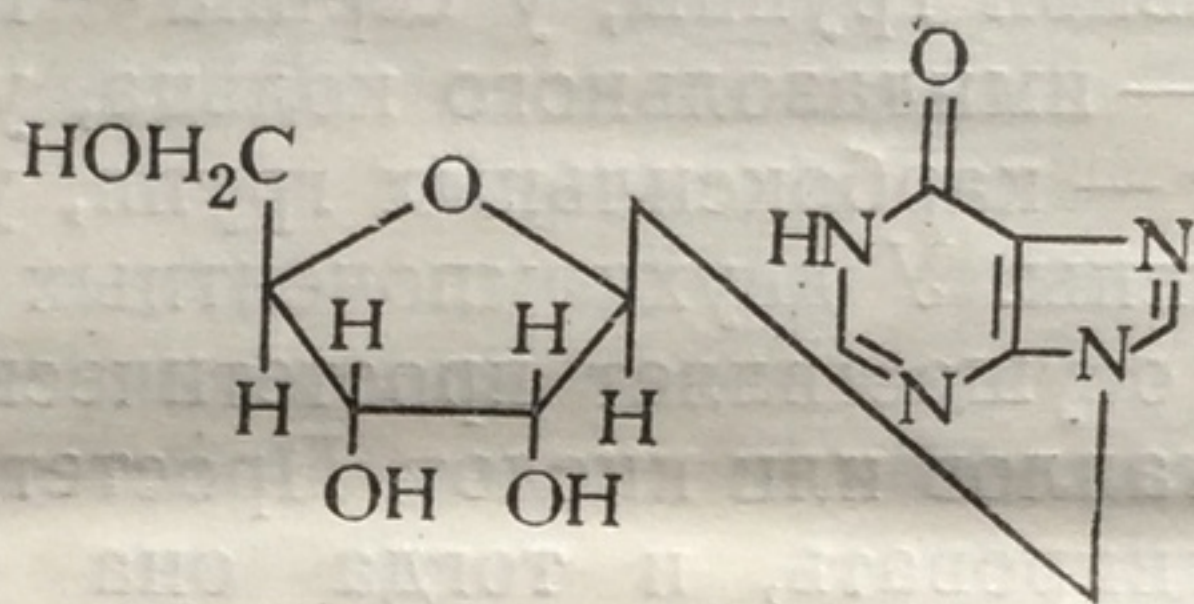
В клетке, кроме нуклеиновых кислот, имеются и другие азотсодержащие вещества, участвующие в биосинтезе белка. Они являются строительными блоками, из которых построены нуклеиновые кислоты. Нуклеозиды могут фосфорилироваться, образуя моно-, ди- и трифосфаты. Остатками фосфорной кислоты являются фосфатные группы, которые участвуют в энергетических процессах клетки. Фосфат (ГТФ).

ний наличием дополнительного трехчленного кольца с двумя атомами азота.

Пуриновые или пиримидиновые основания, соединяясь с рибозой или дезоксирибозой, превращаются в соответствующие нуклеозиды. Урацил, соединяясь с рибозой, превращается в уридин, а гуанин — в гуанозин.



уридин



гуанозин

Нуклеозиды, соединяясь с фосфорной кислотой, образуют фосфорные эфиры, называемые нуклеотидами. Нуклеотиды являются элементарными единицами, из которых построены молекулы нуклеиновых кислот. Нуклеозиды могут фосфорилироваться с двумя и тремя остатками фосфорной кислоты, превращаясь соответственно в ди- и трифосфонуклеотиды. Аденозин с двумя остатками фосфорной кислоты называется аденозиндифосфонуклеотид, или аденозиндифосфат, или аденозиндифосфорная кислота (АДФ), гуанозин с тремя остатками фосфорной кислоты называется гуанозинтрифосфат (ГТФ).

Таким образом, молекула РНК состоит из аденина, гуанина, цитозина, урацила, рибозы и фосфорной кислоты, а молекула ДНК — из аденина, гуанина, цитозина, тимина, 5-метилцитозина, дезоксирибозы и фосфорной кислоты.

ФЕРМЕНТЫ

В клетке, кроме конституционных и запасных белков, имеются и физиологически активные, которые поддерживают строго определенное равновесие физиологических процессов. Такие белки называются ферментами. Они трансформируют энергию органических веществ, облегчают более полное ее использование и ослабляют рассеивание в виде тепловой энергии, уменьшают кинетическую энергию молекул и увеличивают число эффективных их столкновений при той же абсолютной температуре (293—308 К).

Ферменты в клетке постоянно испытывают на себе действие внешних факторов: температуры, рН среды, ионов металлов и кислот. Температурный оптимум для ферментов растений 40—60°С, животных — 40—50°С. Термический коэффициент Q_{10} в основном равен единице, но может и удваиваться.

рН среды, в которой протекают биохимические реакции растительных клеток, колеблется около 7. У животных клеток амплитуда колебания значительно шире (от 1 до 14). Кислотность среды влияет на необратимые изменения структуры ферментного белка и его связь с активными группами, от нее зависит степень ионизации субстрата и связывание его с ферментом.

Металлы, находящиеся в клетке, могут усиливать каталитическую активность ферментов и поэтому называются *активаторами*. Они специфичны по отношению к ферментам. Для липазы, катализирующей расщепление и синтез жира, активатором является кальций; для амилазы, расщепляющей крахмал, — йод, бром, хлориды.

Другие металлы и кислоты могут подавлять действие ферментов. Они называются *ингибиторами*. Действие ингибиторов неспецифично по отношению к ферментам, и при больших их концентрациях белок фермента денатурируется. К ингибиторам относятся соли тяжелых металлов — свинца, серебра, ртути, вольфрама, трихлоруксусная кислота и дубильное вещество танин.

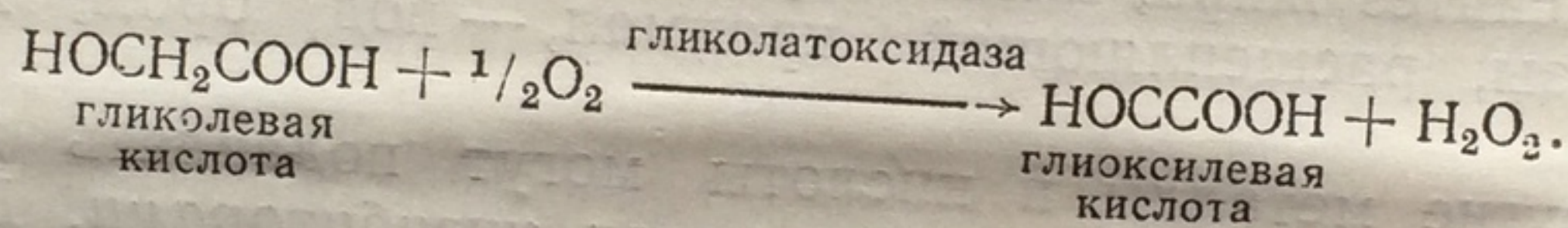
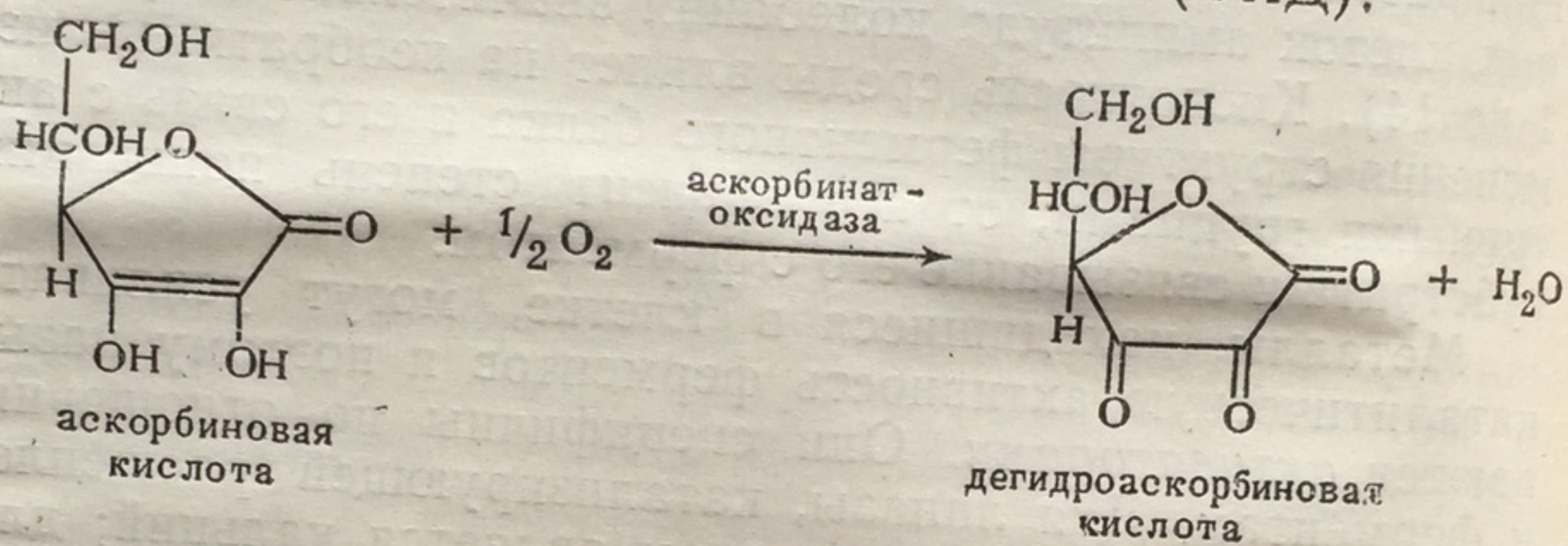
В клетке насчитываются тысячи ферментов, так как каждая реакция катализируется одним ферментом. Известные ферменты по типу катализируемых реакций делятся на шесть классов: 1) оксидоредуктазы, 2) трансферазы, 3) гидролазы, 4) лиазы, 5) изомеразы, 6) лигазы.

Оксидоредуктазы, или дегидрогеназы, — ферменты, катализирующие реакции дегидрирования, т.е. отнятия водорода от субстрата и переноса его на кислород воздуха. Эти реакции в клетке протекают при анаэробных и аэробных условиях, поэтому и дегидрогеназы могут быть анаэробные и аэробные.

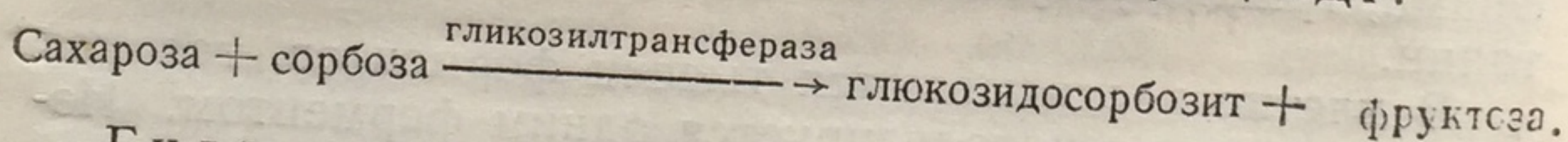
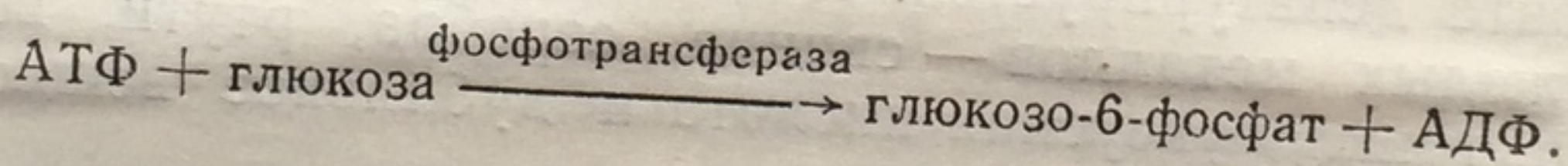
Анаэробные дегидрогеназы катализируют реакции отнятия водорода от окисляемого субстрата и переноса его на свою простетическую группу, которая состоит из НАД или НАДФ.

Аэробные дегидрогеназы (оксидазы) катализируют реакции отнятия водорода от восстановленных анаэробных дегидрогеназ или субстрата и переноса его на кислород воздуха с образованием воды или перекиси водорода.

Это двухкомпонентные ферменты, простетическая группа которых состоит из флавиномононуклеотида (ФМН) или флавинадениндинуклеотида (ФАД).

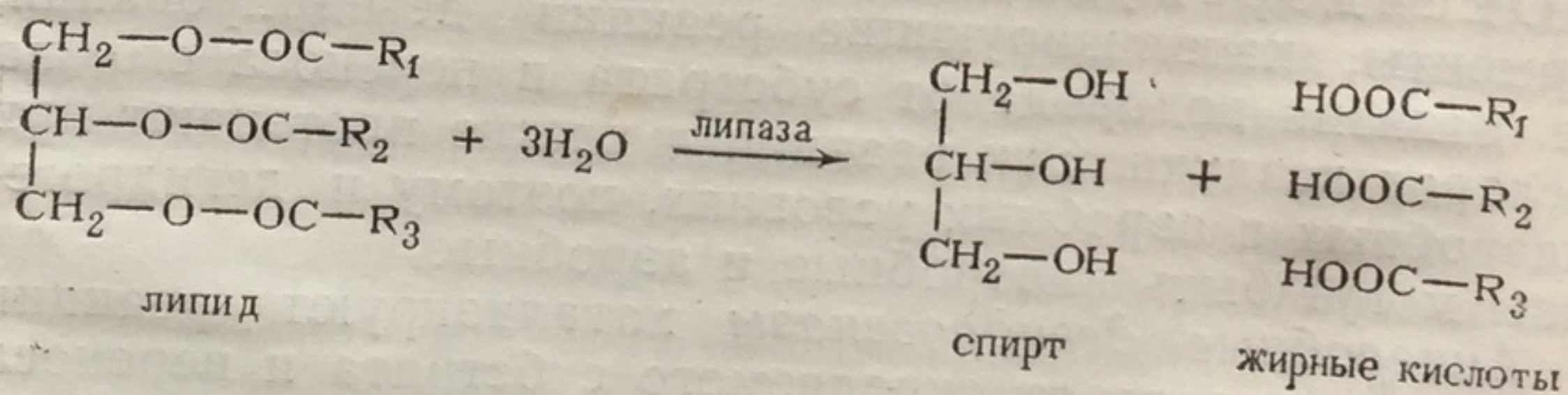


Трансферазы — ферменты, катализирующие реакции переноса отдельных групп от одного вещества к другому.



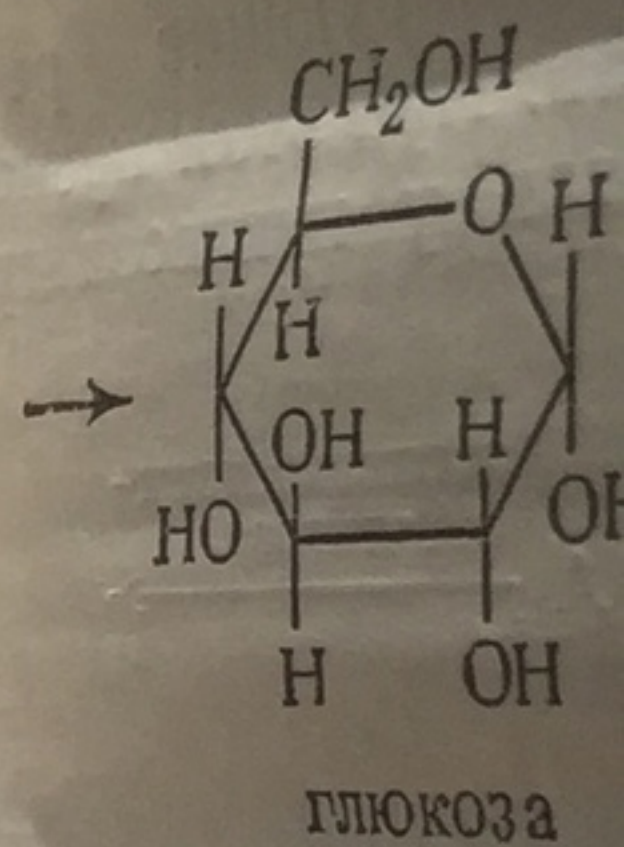
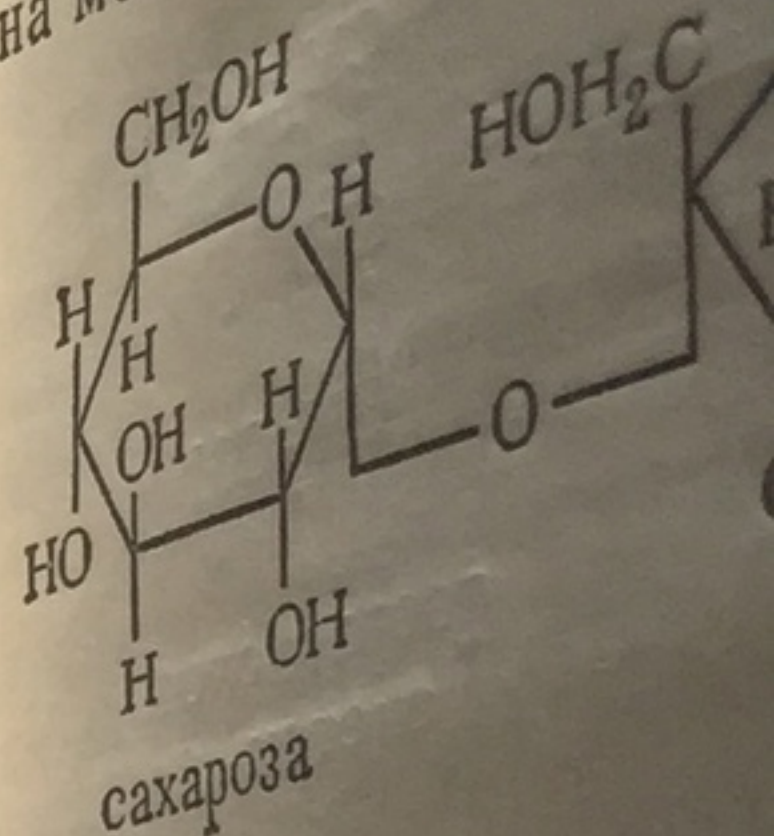
Гидролазы — ферменты, катализирующие реакции расщепления ковалентных связей и присоединения к ним воды.

Эстеразы расщепляют липиды на спирты и жирные кислоты по связи CO—O .

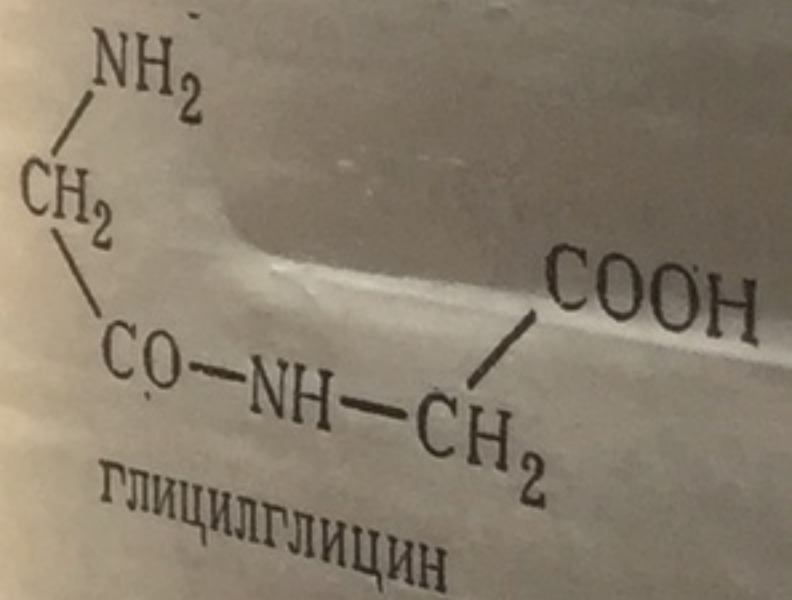


где R_1 , R_2 и R_3 представляют собой радикалы высокомолекулярных жирных кислот,

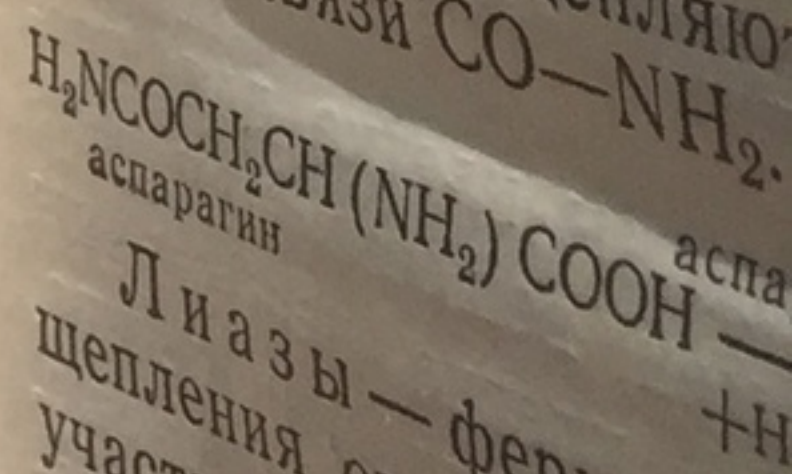
Ксрбогидразы расщепляют на моносахариды по связи



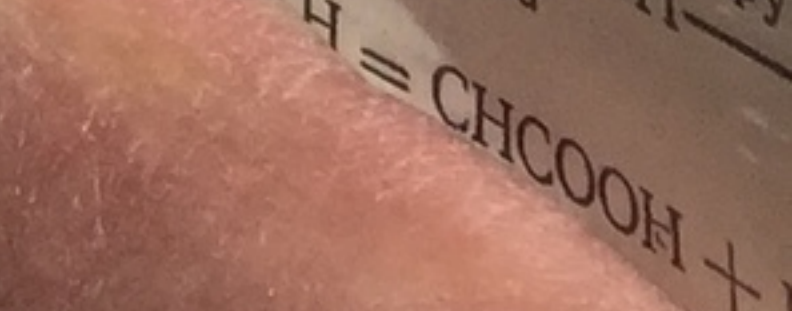
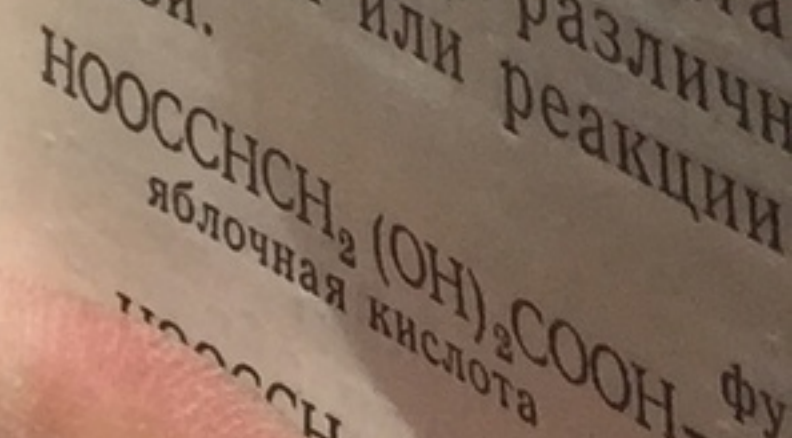
Протеазы расщепляют аминокислоты по связи CO—NH_2



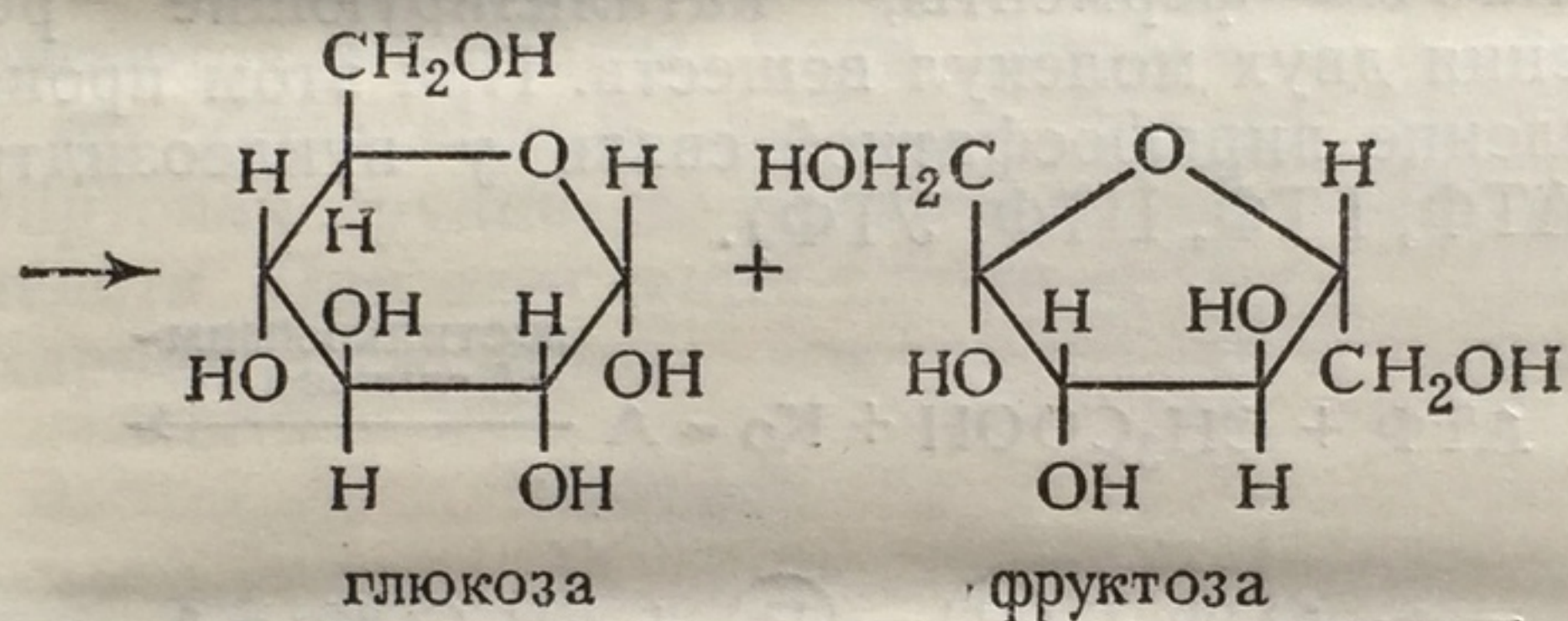
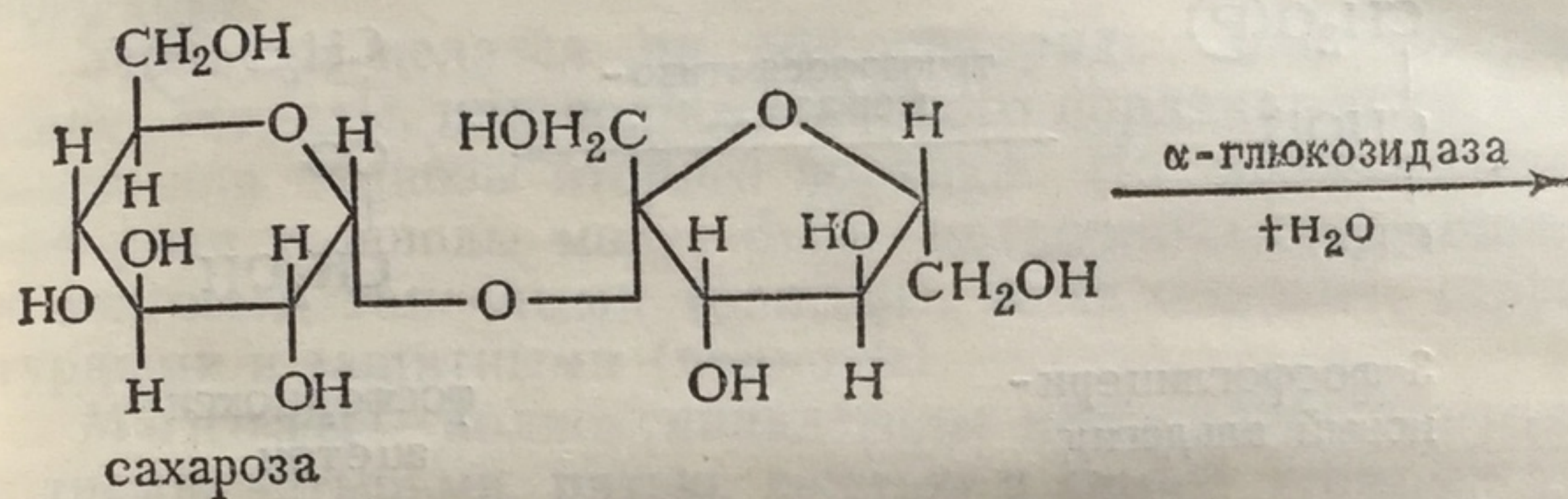
Амидазы расщепляют амиды по связи CO—NH_2



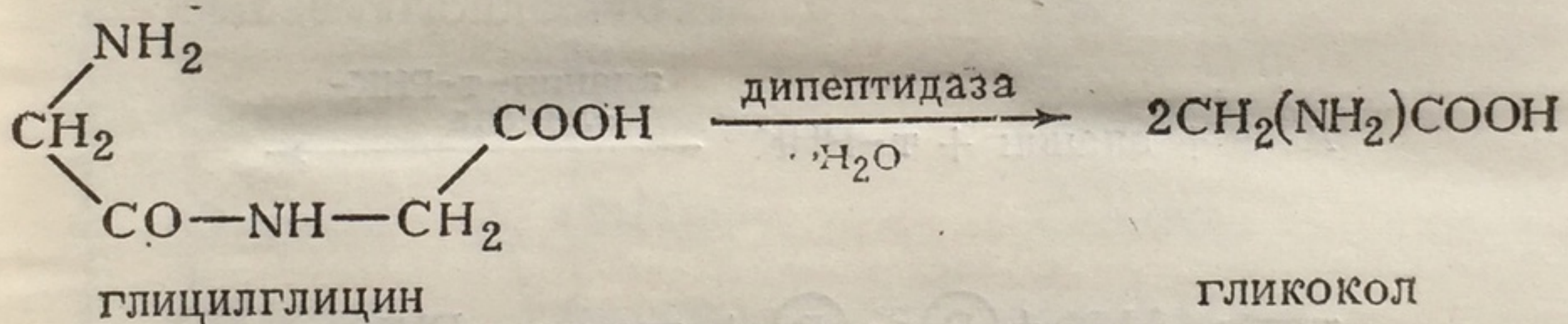
Липазы — ферменты, катализирующие расщепление от субстрата (участия воды) различных связей.



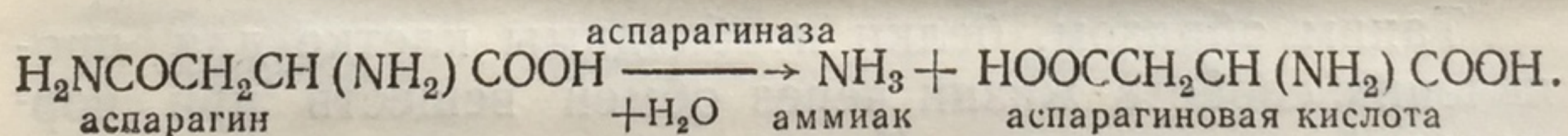
Карбогидразы расщепляют ди-, три- и полисахариды на моносахариды по связи CO—C.



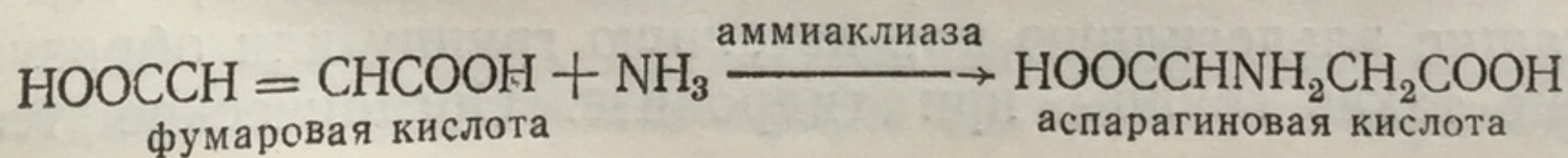
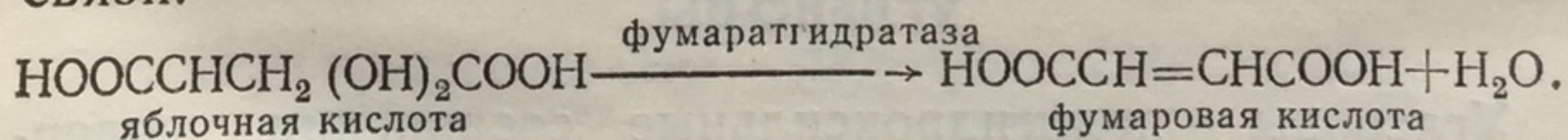
Протеазы расщепляют белки и полипептиды на аминокислоты по связи CO—NH.



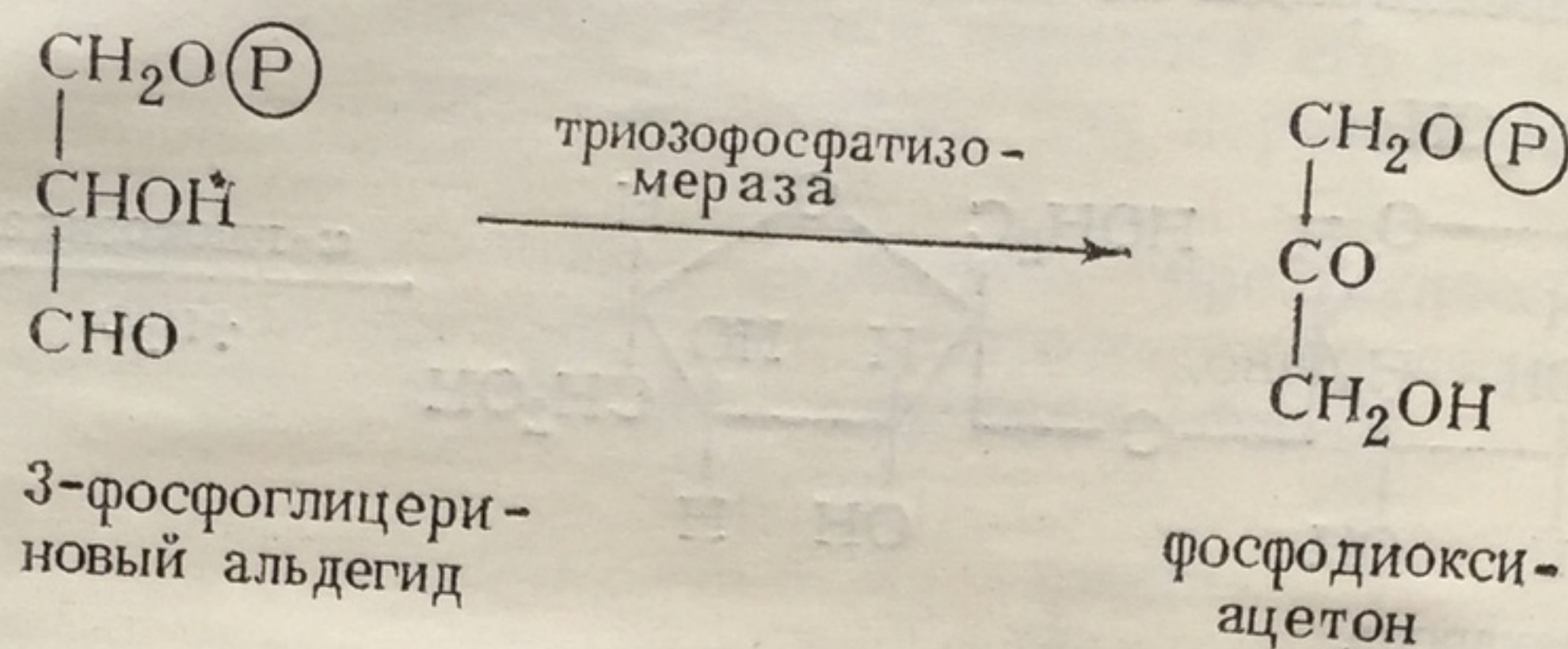
Амидазы расщепляют амиды на аммиак и аминокислоту по связи CO—NH₂.



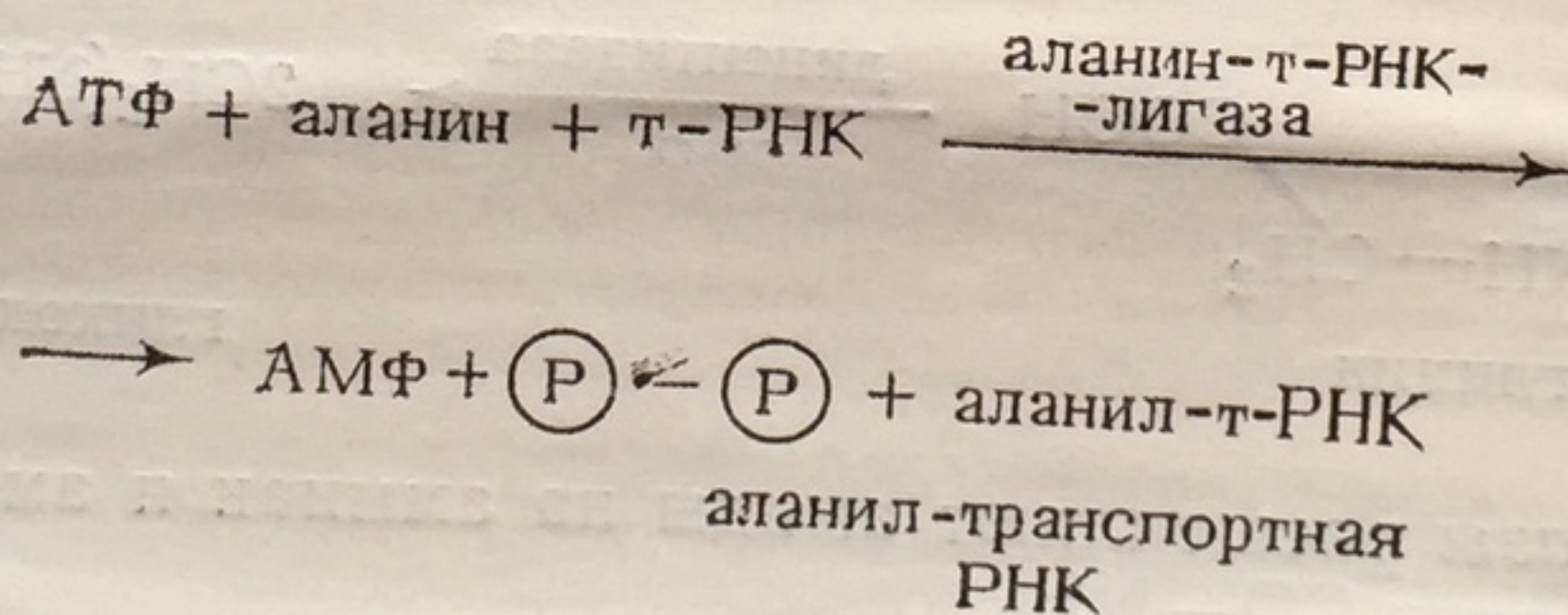
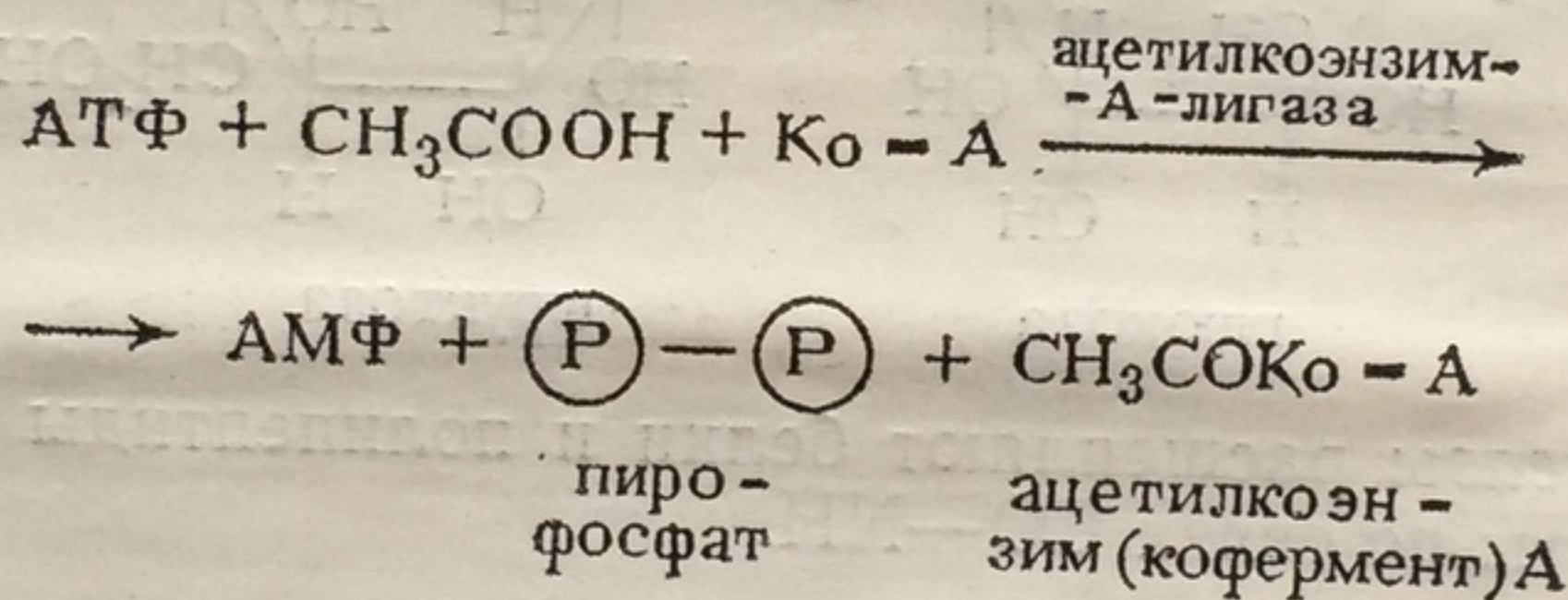
Л и а з ы — ферменты, катализирующие реакции отщепления от субстрата негидролитическим путем (без участия воды) различных групп с образованием двойной связи или реакции присоединения групп к двойной связи.



Изомеразы — ферменты, катализирующие реакции изомеризации различных веществ.



Лигазы — ферменты, катализирующие реакции соединения двух молекул веществ. При этом происходит расщепление пирозофосфатной связи у нуклеозидтрифосфата (АТФ, ГТФ, ЦТФ, УТФ).



Таким образом, белки необходимы клетке для проявления свойств жизни через обмен веществ при нормальной температуре. Кроме того, клетке необходимы запасные вещества, защитные от патогенов, и вещества, из которых можно легко получать химическую энергию. Такими универсальными веществами являются углеводы.

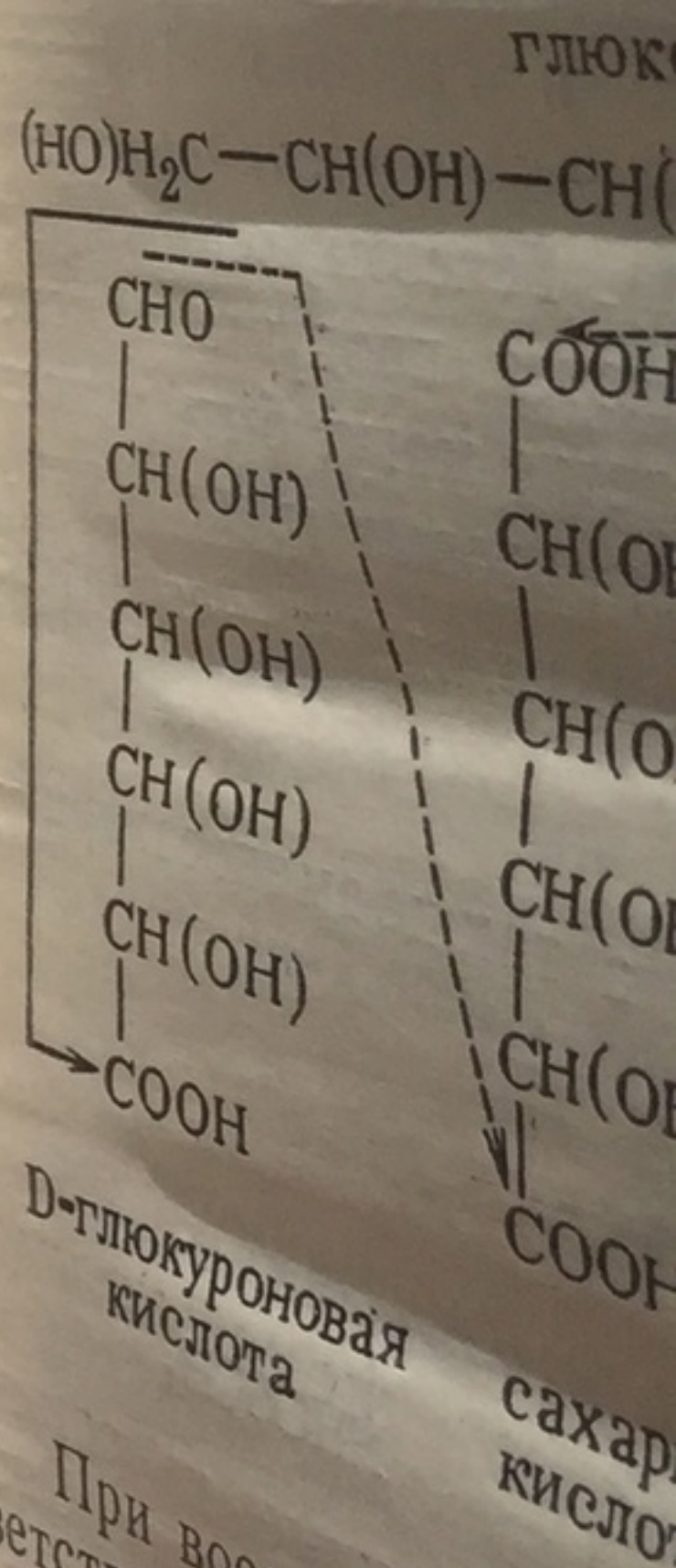
УГЛЕВОДЫ

Углеводы — полигидроксильные соединения, содержащие альдегидную или кетонную группу или образующие такие группы при гидролизе. Органическое тело

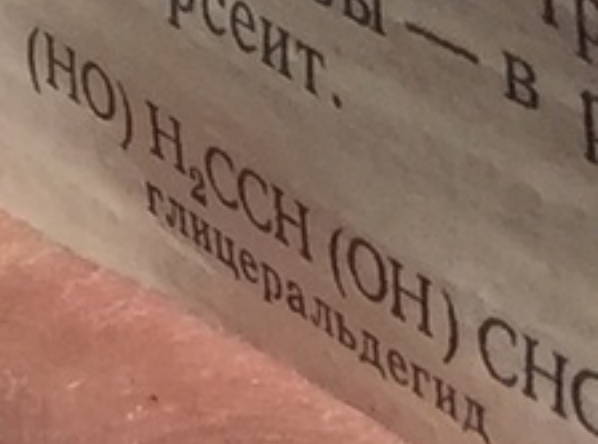
растений и животных на 80% входят в состав оболочек, сока.

Углеводы делятся на олигосахариды, или полиозиды, или полиозы второго кой роли углеводы могут (и олигозы), запасными (олтурными и защитными (пол

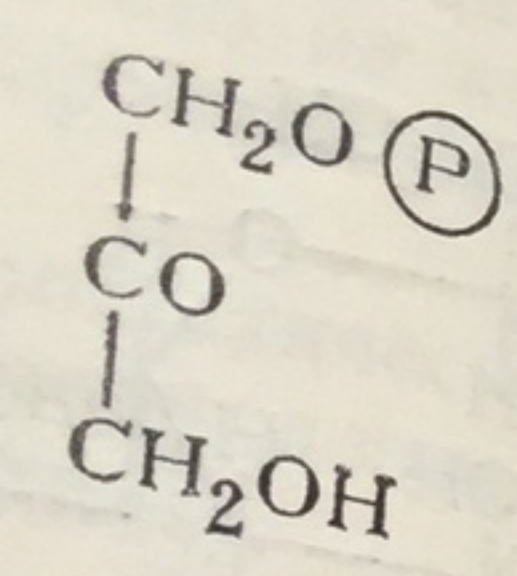
Монозы — полиоксидаль с тремя, четырьмя, пятью, лерода в виде неразветв превращаются в кислоты. группа, то образуется аль ная спиртовая группа, то оксикислота. При окислен ся: сахарная оксикислота



При восстановлении ветствующие спирты: тр в эритрин, пентозы — в тозы — в персеит.



зирующие реак



сфодиокси-
ацетон

щие реакции
том происходит
клеозидтрифос-

нзим-
а

- А

н -
мент) А

К-

ке для про-
в при нор-
необходимы
и вещества,
ую энергию.
ются угле-

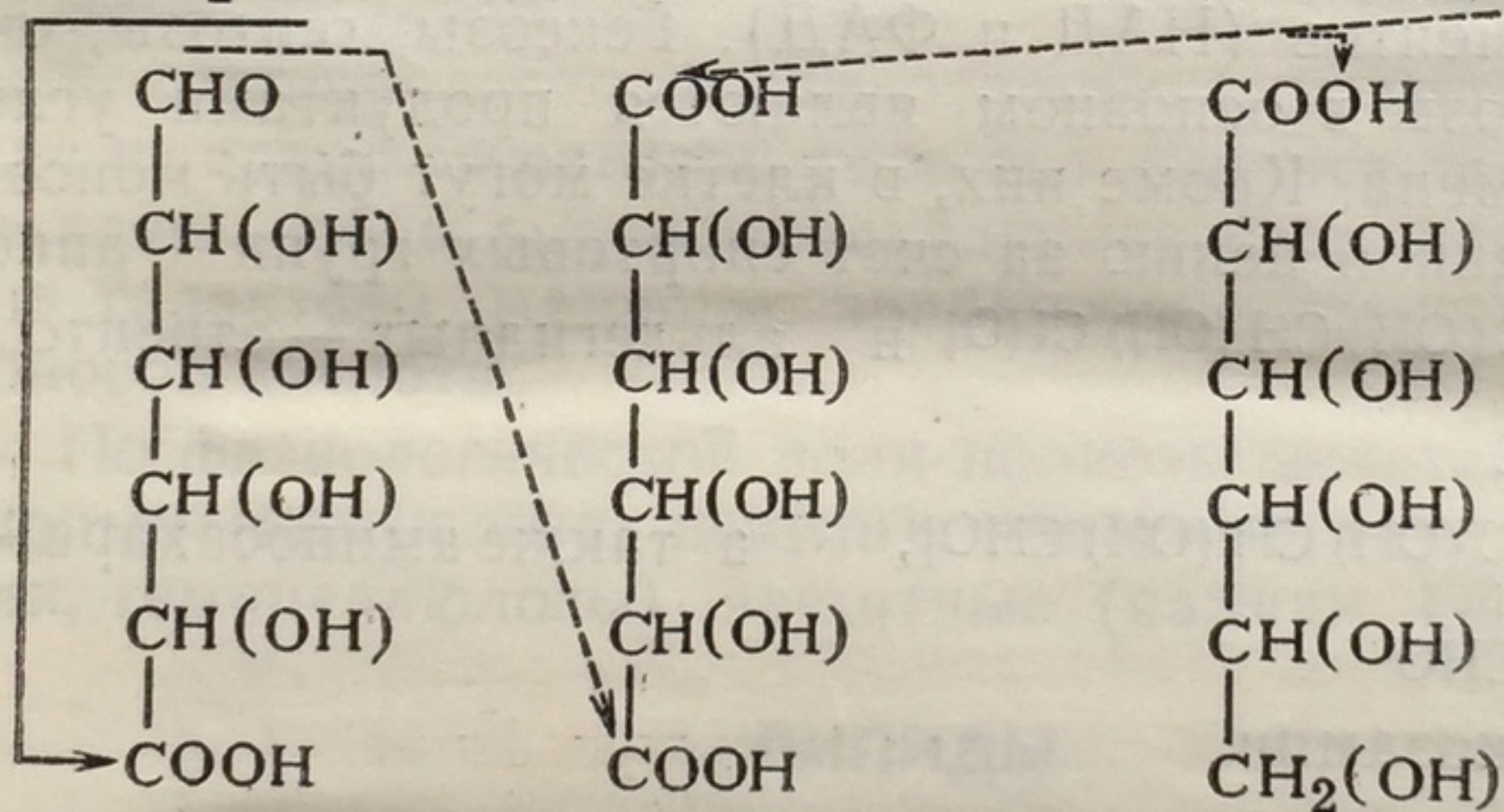
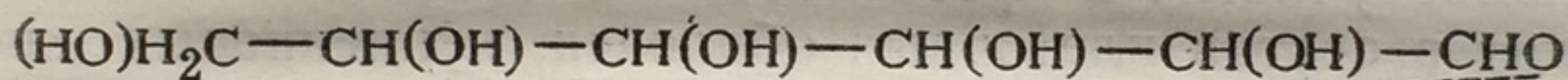
ия, содер-
и образую-
еское тело

растений и животных на 80% состоит из углеводов. Они входят в состав оболочек, пластид, мембран, вакуолярного сока.

Углеводы делятся на моносахариды, или монозы; олигосахариды, или полиозы первого порядка; полисахариды, или полиозы второго порядка. По физиологической роли углеводы могут быть метаболитами (монозы и олигозы), запасными (олигозы, реже монозы), структурными и защитными (полиозы).

Монозы — полиоксиальдегиды или полиоксикетоны с тремя, четырьмя, пятью, шестью и семью атомами углерода в виде неразветвленной цепи. При окислении превращаются в кислоты. Если окисляется альдегидная группа, то образуется альдоновая кислота; если первичная спиртовая группа, то уроновая; если обе сразу, то оксикислота. При окислении глюкозы могут образоваться: сахарная оксикислота, глюкуроновая и глюконовая.

глюкоза

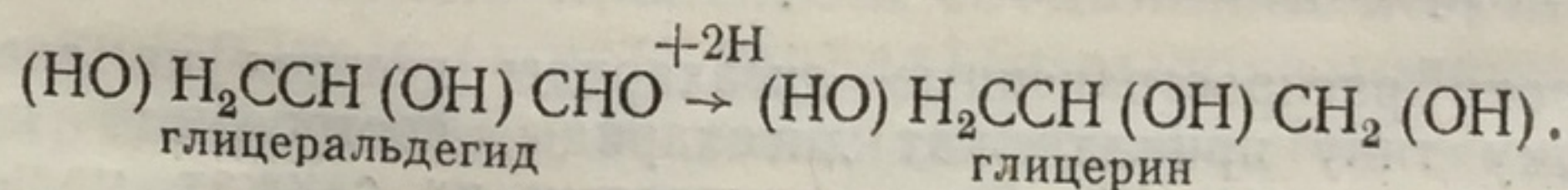


D-глюкуроновая
кислота

сахарная
кислота

D-глюконовая
кислота

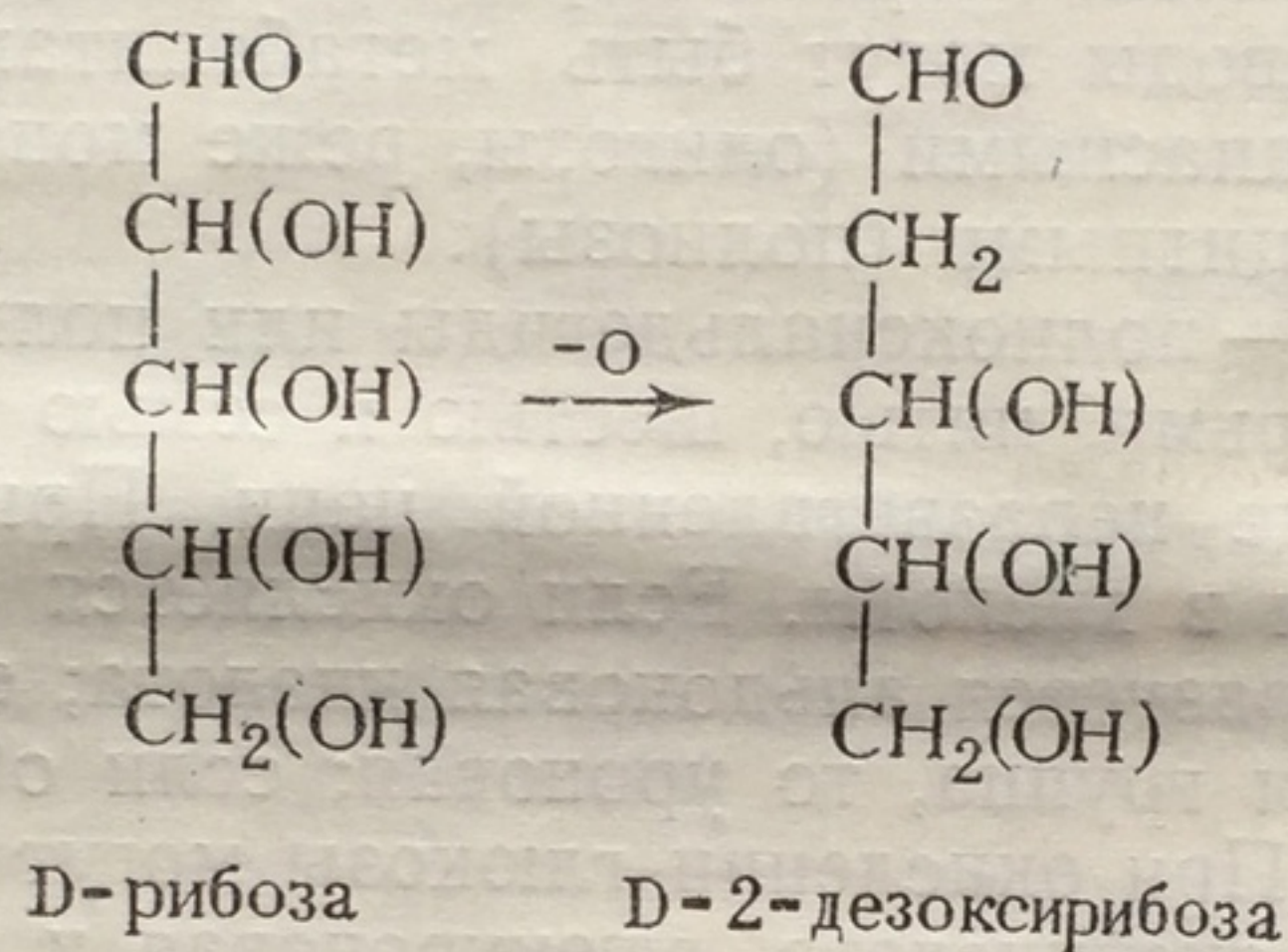
При восстановлении монозы превращаются в соответствующие спирты: триозы — в глицерин, тетразы — в эритрин, пентозы — в рибит, гексозы — в сорбит и гептозы — в персеит.



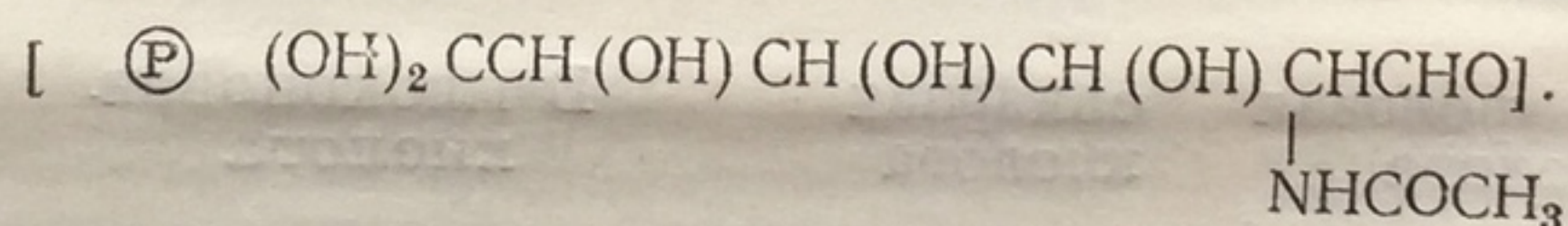
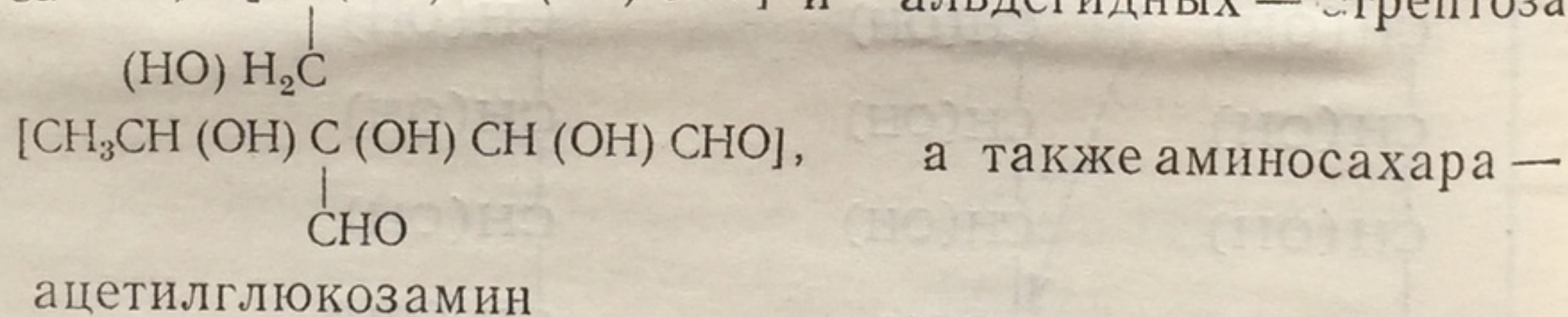
Взаимодействуя с фосфорной кислотой, монозы превращаются в фосфорные эфиры сахаров (глицеральде-

гидфосфат $\text{P} \text{ OCH}_2\text{CH}(\text{OH})\text{CHO}$, глюкозо-6-фосфат $\text{P} \text{ OCH}_2\text{CH}(\text{OH})\text{CH}(\text{OH})\text{CH}(\text{OH})\text{CH}(\text{OH})\text{CHO}$, рибулозо-1,5-дифосфат и др.).

При отщеплении кислорода от спиртовой группировки монозы образуется дезоксисахар.



Монозы — триозы, тетразы и пентозы — принимают активное участие в фотосинтезе и дыхании. Пептиды входят в состав клеточных оболочек, нуклеиновых кислот, коферментов (НАД и ФАД). Гексозы, гептозы, октозы и нонозы в основном являются продуктами углеводного обмена. Кроме них, в клетке могут быть монозы с разветвленной цепью за счет спиртовых групп — апиоза $[(\text{OH}) \text{H}_2\text{C}(\text{OH}) \text{CH}(\text{OH}) \text{CHO}]$ и альдегидных — стрептоза



Олигозы — полисахариды, построенные из остатков гексоз и пентоз в количестве от двух до десяти. Они кристаллизуются, образуют истинные растворы, обладают постоянной относительной молекулярной массой, способны гидролизироваться с образованием моноз.

Широко распространенные дисахариды делятся на два типа. К первому типу принадлежат дисахариды, построенные по типу мальтозы со связью 1,4. Представителями их служат мальтоза и целлобиоза, состоящие из двух молекул глюкозы. Ко второму типу принадлежат дисахариды, построенные по типу трегалозы со связью

1,1. Представителем их является глюкоза и молекула фруктозы. Трисахариды состоят из остатков глюкозы и сахарозы, в которых раффиноза содержит остатки галактозы и узлах кущения зимующих раффинозы. Двух молекул глюкозы и одной фруктозы.

Тетрасахаридом является стахидоза, состоящая из остатков галактозы и по одному остатку глюкозы и по одному остатку фруктозы.

Представителем пентасахаридов является арабиноза, состоящая из остатков галактозы и по одному остатку глюкозы и по одному остатку фруктозы.

Полиозы — полисахариды, построенные из остатков гексоз и пентоз в количестве от десяти до сотен молекул. Сокомолекулярные вещества образуют цепью. С водой образуют олигосахариды и моносахариды.

По строению полиозы делятся на крахмал, состоящий из остатков глюкозы, и гликоген, состоящий из остатков фруктозы.

К гетерополисахаридам относятся полисахариды, состоящие из остатков различных моносахаридов. Например, хитин, состоящий из остатков галактозы, маннозы и глюкозы, и гиалуроновая кислота.

По физиологической функции полиозы делятся на структурные (целлюлоза, пектин, гемицеллюлозы), запасные (крахмал, гликоген) и ферментативные (липополисахариды).

Кроме углеводов, в клетке присутствуют и другие органические вещества, выполняющие конструктивную функцию. Это липиды, состоящие из жирных кислот и глицерина, и белки, состоящие из аминокислот.

Липиды делятся на простые (жирные кислоты и глицерин) и сложные (фосфолипиды, гликолипиды).

1,1. Представителем их является трегалоза, состоящая из двух молекул глюкозы и сахарозы, в которую входят молекула глюкозы и молекула фруктозы.

Трисахариды состоят из остатков молекул трех моноз. Так, раффиноза содержит остатки галактозы, глюкозы и фруктозы, находится в сахарной свекле, семенах хлопчатника и злаков, в листьях и узлах кущения зимующих растений; генциоза состоит из двух молекул глюкозы и одной фруктозы, находится в корнях горечавки.

Тетрасахаридом является стахиоза, содержащая два остатка галактозы и по одному остатку глюкозы и фруктозы; обнаружена в семенах бобовых.

Представителем пентасахаридов является вербаскоза, содержащая три остатка галактозы и по одному глюкозы и фруктозы; специфична для растения коровяка.

Полиозы — полисахариды, построенные из остатков гексоз и пентоз в количестве более десяти. Это высокомолекулярные вещества с разветвленной углеродной цепью. С водой образуют коллоиды, гидролизуются на олигосахариды и моносахариды.

По строению полиозы могут быть *гомополисахаридами*, состоящими из множества остатков одной монозы. Крахмал состоит только из остатков глюкозы, инулин — из остатков фруктозы.

К *гетерополисахаридам* относятся полиозы, состоящие из остатков различных моноз. Вишневый клей представляет собой высокомолекулярное вещество из остатков галактозы, маннозы, арабинозы, ксилозы и глюкуроновой кислоты.

По физиологической роли полиозы делятся на структурные (целлюлоза, пектин), запасные (крахмал, инулин, гемицеллюлозы), защитные (камеди, слизи).

ЛИПИДЫ

Кроме углеводов, в клетке имеются вещества, выполняющие конструктивную функцию совместно с белками и функцию запасных веществ с большим количеством химической энергии. Это липиды — органические вещества, растворимые в углеводороде (бензин) и эфире.

Липиды делятся на истинные и псевдолипиды. К *истинным липидам* относятся жиры и липоиды. Жиры объединяют жирные кислоты и соединения жирных кислот с глицерином (жиры, масла) и высокомолекулярными спиртами (воска). К липоидам относятся соединения жирных кислот с глицерином и фосфорной кислотой — фосфатиды, с глицерином и углеводами — гликолипиды,

с глицерином и белками — липопроотеиды, с глицерином и серной кислотой — сульфоллипиды. Псевдолипидами называют стеролы, альдегиды высших жирных кислот, жирорастворимые витамины, хлорофилл и терпены.

По физиологической роли липиды могут быть структурными в количестве 0,1—0,5% и запасными 50—60% у масличных и 2—3% у злаков. От других веществ липиды отличаются большим запасом энергии: 1 г липида содержит 37,62 кДж энергии, а такое же количество углеводов или белков — вдвое меньше. При биологическом окислении 1 г липида выделяется 1,07 г воды, а углеводов и белков — соответственно 0,55 и 0,41 г воды. Это имеет большое значение при обезвоживании клетки во время засухи, когда она для пополнения водного дефицита использует метаболитную воду.

Растительные жиры представляют собой смешанные триглицериды, состоящие в основном из олеиновой и линолевой жирных кислот и редко из рицинолевой и олеиновой. По химическому составу растительное масло состоит из глицеридов (95—98%), свободных жирных кислот (1—2%), фосфатидов (1—2%), стеридов (0,3—0,5%), витаминов и каротиноидов — пигментов, которые обуславливают желтый цвет масла. Конопляное масло имеет зеленый цвет из-за присутствия хлорофилла.

Растительные триглицериды могут содержать насыщенные жирные кислоты, у которых химические связи насыщены водородом, поэтому такие масла твердые. В кокосовом масле преобладает капроновая кислота, в арахисовом — арахисовая. Широко распространены пальмитиновая и стеариновая жирные кислоты.

У ненасыщенных жирных кислот имеются двойные связи и они жидкие. Эруковая кислота содержит одну двойную связь, линолевая — три, а линоленовая — четыре. Циклические жирные кислоты характерны для некоторых тропических растений.

По классификации С. Л. Иванова качественный состав масла изменяется в зависимости от географической широты местности. У тропических растений преобладают насыщенные жирные кислоты, у растений Средиземноморья — олеиновая, а у растений умеренной зоны и севера — олеиновая и линолевая, т. е. ненасыщенные.

При окислении группы CH_2 жирные кислоты полимеризуются и на их поверхности образуется пленка. Разрыв двойной связи приводит к образованию низших аль-

дегидов и кетонов, отчего неприятным запахом и вкусом. Жиры могут вступать при этом эфирная связь с церин и соли жирных кислот. Если эфирная связь с калия, то мыло твердое, а с натрия, то жидкое.

Воска — эфиры высших спиртов и жирных кислот. Свободные жирные кислоты, кетоны и углеводороды с кислотами в восках церотиновая, а из спиртов рициловый. Предполагается защитную функцию.

Фосфатиды — соединения органическим веществом. Фосфатиды входят в состав и являются основой организации их небольшое: 0,2—0,3%.

Гликолипиды — соединения с глицерином и сахаром. Жирная кислота, а сахаром — галактоза. В хлоропластах, регулируют липидов можно объяснить углеводным и липидным обменом.

Кроме сложных веществ, таких, как белки, находятся низкомолекулярные органические вещества в клетках, участвующие в термостабильности. Витамины делятся на растворимые в воде. К жирным относятся витамины А, D, E, K, F и др.

дегидов и кетонів, отчего масло прогоркает и обладает неприятным запахом и вкусом.

Жиры могут вступать в соединение со щелочами, при этом эфирная связь разрывается и образуются глицерин и соли жирных кислот, которые называют мылами. Если эфирная связь разрывается под действием едкого натра, то мыло твердое, а если под действием едкого калия, то жидкое.

Воска — эфиры высокомолекулярных одноатомных спиртов и жирных кислот. В состав восков входят также свободные жирные кислоты, спирты, высокомолекулярные кетоны и углеводороды. Распространенными жирными кислотами в восках являются пальмитиновая и церотиновая, а из спиртов цетиловый, цериловый и мирициловый. Предполагается, что воска выполняют защитную функцию.

Фосфатиды — соединения фосфатидной кислоты с органическим веществом, как правило, азотсодержащим. Фосфатиды входят в состав липопротеиновых мембран и являются основой органоидов клетки. Процентное содержание их небольшое: у сои 1,6—2,2%, у кукурузы 0,2—0,3%.

Гликолипиды — соединения жирных кислот с глицерином и сахаром. Жирной кислотой может быть линолевая, а сахаром — галактоза. Гликолипиды содержатся в хлоропластах, регулируют интенсивный обмен веществ и представляют запасные углеводы. На примере гликолипидов можно объяснить тесную взаимосвязь между углеводным и липидным обменами клетки.

ВИТАМИНЫ

Кроме сложных высокомолекулярных органических веществ, таких, как белки, углеводы и липиды, в клетке находятся низкомолекулярные биологически активные органические вещества разнообразной химической природы, участвующие в катализе биохимических реакций и обладающие термостабильностью. Такие вещества называются витаминами.

Витамины делятся на растворимые в жирах и растворимые в воде. К жирорастворимым относятся витамины А, D, E, K, F и др. К водорастворимым — B, P, PP, C, пантотеновая кислота, инозит, биотин, фолиевая кислота и др.

Витамин А состоит из половины молекулы каротина. Участвует в окислительно-восстановительных реакциях. У животных стимулирует рост молодняка, удои. Больше всего его содержится в листовых овощах, моркови, томате, перце.

Витамин D (кальциферол). У животных регулирует кальциевый и фосфорный обмены. У растений встречается в виде провитамина D — эргостерина, находящегося в листьях, корнях и плодах.

Витамин E (α -токоферол). Недостаток этого витамина в организме приводит к нарушению белкового, липидного и углеводного обменов. Является антиоксидантом липидов. Много его в зародышах семян хлопчатника, пшеницы, в зелени петрушки и др.

Витамин K (филлохинон). У животных регулирует свертывание крови, а у растений — фосфорилирование в процессах дыхания и фотосинтеза. Много его в зеленых частях растений.

Витамин F (жирные кислоты — линолевая, линоленовая, арахидоновая). От недостатка этого витамина в животном организме развивается атеросклероз, сухость кожи, выпадение волос. Много его в льне, конопле, мало в подсолнечнике, кукурузе, оливке.

Витамины группы B. Под этой буквой объединяется несколько витаминов: B₁ — тиамин, B₂ — рибофлавин, B₆ — пиридоксин, B₁₂ — цианкобаламин, B₁₅ — пангамовая кислота. Они принимают участие в декарбоксилировании, в синтезе ФМН и ФАД, в переносе водорода в дыхательной цепи, в азотном обмене, в транспорте метильных групп, в синтезе стероидов. Содержатся во всех органах растений.

Витамин P (цитрин). Принимает участие в переносе водорода и электронов в процессах дыхания и фотосинтеза, в процессе обмена участвует вместе с аскорбиновой кислотой. Много его в лимоне, красном перце, чае, черной смородине.

Витамин PP (никотиновая кислота). Участвует в синтезе НАД и НАДФ и окислительно-восстановительных ферментов. Содержится в каждой клетке.

Витамин C (аскорбиновая кислота). Является регулятором окислительно-восстановительных реакций как переносчик водорода. Содержится во всех растениях, кроме зерна злаков.

Пантотеновая фермента А, регулирует. Содержится в мол... Инозит может пр... формную кислоту, фитин... ков, поэтому содержит... Биотин участвует... ксилирования, в синте... дящих в состав нукл... листьях.

Фолиевая кисл... дина, парааминобензо... Участвует в транспорте... тезе нуклеотидов, в р... трансметилировании. М... земляники.

Таким образом, в кл... разные органические... жизнедеятельности. Пр... сичными для патогено... клетки к поражению.

ЗАЩИТНЫЕ

Оказывается, достат... харозы и моноз, чтобы... невой гнилью заметно...

2. Влияние углеводного обмена на развитие корневой гнили

Место выращивания	Высота над у.м. (в м)
Алма-Ата	900
Медео	1500
Усть-Горелик	1800
Верхний Горелик	2500

Аналогично влияет... шение белка и аминок... нении (табл. 3). Оказывается, обра...

Пантотеновая кислота входит в состав кофермента А, регулирует липидный и углеводный обмен. Содержится в молодых листьях и кончиках корней.

Инозит может превращаться в сахар, инозитфосфорную кислоту, фитин. Регулирует развитие проростков, поэтому содержится в основном в семенах.

Биотин участвует в декарбоксилировании и карбоксилировании, в синтезе пуриновых оснований, входящих в состав нуклеиновых кислот. Много его в листьях.

Фолиевая кислота состоит из остатков птеридина, парааминобензойной и глютаминовой кислот. Участвует в транспорте остатка формальдегида, в синтезе нуклеотидов, в реакциях переаминирования, в трансметилировании. Много ее в листьях и в ягодах земляники.

Таким образом, в клетке биосинтезируются разнообразные органические вещества, необходимые для ее жизнедеятельности. Продукты реакций могут быть токсичными для патогенов и обеспечивают устойчивость клетки к поражению.

ЗАЩИТНЫЕ ВЕЩЕСТВА КЛЕТКИ

Оказывается, достаточно изменить соотношение сахарозы и моноз, чтобы поражение сахарной свеклы корневой гнилью заметно уменьшилось (табл. 2).

2. Влияние углеводного обмена на поражение сахарной свеклы корневой гнилью (по Б. А. Рубину и др., 1945)

Место выращивания	Высота над у.м. (в м)	Сахароза монозы	Заражение корней гнилью (в %)		
			сильно	слабо	нет
Алма-Ата	900	6,2	77	12	1,1
Медео	1500	7,0	78	0,7	1,5
Усть-Горелик	1800	8,0	20	6,8	1,2
Верхний Горелик	2500	30,9	30	4,2	2,8

Аналогично влияет на поражение патогеном соотношение белка и аминокислот в клетках капусты при хранении (табл. 3).

Оказывается, образование большого количества аминокислот благоприятно для развития патогена.

3. Влияние продуктов белкового обмена на устойчивость
капусты к патогенам при хранении
(по Е. В. Арциховской, 1956)

Сорт	Степень устойчивости	Дата	Содержание (в %)	
			белка	аминокислот
Амагер	Высокая	3/XII	47,0	32,7
Номер первый	Низкая	13/IV	37,5	42,3
		3/XII	39,4	39,0
		13/IV	10,2	58,8

Таким образом, даже нормальные физиолого-биохимические процессы обеспечивают устойчивость клетки к неблагоприятным условиям внешней среды, не говоря уже о фитонцидах.

Фитонциды начали изучать с 1930 г. после опубликования работ Б. П. Токина, который охарактеризовал их как бактерицидные вещества, выделяющиеся из растительной ткани при механическом ее разрушении.

Установлено, что фитонциды растительных клеток действуют не только на патогенов растений, но и на патогенов человека и животных. Фитонциды лука, чеснока, мяты губительно действуют на бактериальные болезни томата, фитофтороз картофеля. Эти же фитонциды и фитонциды кукурузы, огурца, дикой горчицы, капусты убивают болезнетворные микроорганизмы животных и человека. Количество фитонцидов изменяется в онтогенезе растения, что надо иметь в виду при сборе растений для приготовления лекарственных препаратов.

Компонентами фитонцидов могут быть синильная кислота, эфирные масла, дубильные вещества, смолы, алкалоиды, гликозиды, фенолы и др. Все они являются ингибиторами ферментов или нарушают процессы дыхания и фосфорилирования, а также могут входить в состав кутинизирующих веществ — суберина и лигнина. Фенолы легко окисляются, и это приводит к кислородному голоданию патогена.

ВОДА И МИНЕРАЛЬНЫЕ СОЛИ

Неорганической составной частью клетки являются вода и минеральные соли. Содержание воды колеблется в зависимости от возраста и метаболической активности клетки (у водорослей 95%, в сухих семенах масличных

культур 9%). Основная масса в
ном состоянии и используется
дисперсионная среда коллоидно
Связанная вода, на долю которой
связана с белками водородными
входит в состав фибриллярных
Ионная связь воды с белками о
асимметричного расположения э
ды, действующей как диполь.

Помимо этого, вода участву
тативных реакциях как исходно
дукт реакции, служит источник
фотосинтеза, а также играет ро
ведения различных веществ из к
высокой теплоемкости вода
колебания температуры в клетке.
няется в процессе самообновле
жающей среды, к которой ада
мя обновления воды для амебы
ли, верблюда 3 месяца, черепах

Минеральные соли могут на
стом виде или в соединении с уг
пидами. Ионы солей поддержив
ние и кислотно-щелочное равн
дающим анионом является фосф
нуклеотидов, фосфопротеидов
левоводов. Кроме них, имеются
карбонаты, ионы магния, желе

Железо, связанное с белко
тах каталазе, цитохромоксида
ца и меди приходится менее
никель, молибден и олово сод
чества. Однако при их недо
ность клетки, так как для ее
ности нужна среда с сбалан
различных ионов.

МОЛЕКУЛЯРНЫЙ СОСТАВ
И ОРГАНОМ
Молекулярный состав
физиологическое значение
компонент, тем количество
но для каждого типа клет

обмена на устойчивость
и хранения
(1956)

Содержание (в %)	
белка	аминокислот
47,0	32,7
37,5	42,3
39,4	39,0
10,2	58,8

ые физиолого-биохимические
устойчивость клетки
ей среды, не говоря

30 г. после опубликования
ой охарактеризовал
деляющиеся из распада
е разрушении.

стительных клеток
стений, но и на па-
циды лука, чесно-
бактериальные бо-

Эти же фитонциды
кой горчицы, капу-
анизмы животных
меняется в онто-
у при сборе рас-
х препаратов.

быть синильная
ещества, смолы,
се они являются
процессы дыха-
т входящие в со-
ина и лигнина.
дит к кислород-

и
етки являются
ды колеблется
кой активности
ах масличных

культур 9%). Основная масса воды находится в свободном состоянии и используется как растворитель и как дисперсионная среда коллоидной системы цитоплазмы. Связанная вода, на долю которой приходится около 5%, связана с белками водородными и другими связями и входит в состав фибриллярных структур макромолекул. Ионная связь воды с белками осуществляется за счет асимметричного расположения зарядов в молекуле воды, действующей как диполь.

Помимо этого, вода участвует во многих ферментативных реакциях как исходное вещество и как продукт реакции, служит источником ионов водорода для фотосинтеза, а также играет роль транспорта для выведения различных веществ из клетки. Благодаря своей высокой теплоемкости вода предотвращает резкие колебания температуры в клетке. Качественно вода изменяется в процессе самообновления, зависящего от окружающей среды, к которой адаптирован организм. Время обновления воды для амебы 7 дней, человека 4 недели, верблюда 3 месяца, черепахи 1 год, кактуса 29 лет.

Минеральные соли могут находиться в клетке в чистом виде или в соединении с углеводами, белками и липидами. Ионы солей поддерживают осмотическое давление и кислотно-щелочное равновесие клетки. Преобладающим анионом является фосфат в виде фосфолипидов, нуклеотидов, фосфопротеидов и фосфорилированных углеводов. Кроме них, имеются сульфаты, карбонаты, бикарбонаты, ионы магния, железа и других металлов.

Железо, связанное с белком, обнаружено в ферментах каталазе, цитохромоксидазе и др. На долю марганца и меди приходится менее 0,05%; ванадий, цинк, никель, молибден и олово содержатся в ничтожных количествах. Однако при их недостатке нарушается активность клетки, так как для ее нормальной жизнедеятельности нужна среда с сбалансированным равновесием различных ионов.

МОЛЕКУЛЯРНЫЙ СОСТАВ И ОРГАНОИДЫ КЛЕТКИ

Молекулярный состав клетки наглядно показывает физиологическое значение ее компонентов. Чем важнее компонент, тем количество его меньше и более постоянно для каждого типа клеток организма (табл. 4).

4. Количество компонентов клетки (по И. М. Лимаренко, 1966)

Вещество	Содержание (в %)	Число молекул
ДНК	0,4	1
РНК	0,7	44
Белок	10,0	700
Другие органические вещества	0,4	4 000
Липиды	2,0	7 000
Неорганические вещества	1,5	68 000
Вода	85,0	12 000 000

При анализе таблицы необходимо помнить, что молекула ДНК является хранителем генетической информации и направляющей синтез специфических клеточных белков. От ее состава зависит развитие представителя данного вида, продолжение жизни на Земле.

Таким образом, химический состав клетки сложен и разнообразен и зависит от физиолого-биохимического состояния клетки, обуславливающего нормальное ее развитие в постоянно меняющихся условиях внешней среды.

Строение клетки так же сложно, как и ее химический состав. Растительная клетка представляет собой комплекс живого и неживого вещества. Живым веществом является протопласт, а неживым — клеточная оболочка. Протопласт включает в себя органоиды клетки: цитоплазму, ядро, пластиды, вакуоль, митохондрии, рибосомы, комплекс Гольджи и др.

Клеточная оболочка представляет собой сложную структуру, в состав которой входят целлюлоза, гемицеллюлозы, полигалактурониды и белки. Эти компоненты увеличивают химическую активность клеточной оболочки за счет карбоксильных, метаксильных, аминных и других групп, обуславливая ее способность к обратимому связыванию ионов и молекул. Поэтому клеточная оболочка обладает адсорбционно-ионообменным свойством.

Наличие свободного пространства между целлюлозными микрофибриллами образует единую гидростатическую систему, которая обеспечивает пассивное поглощение и передвижение воды и отчасти ионов, создает условия для осмотической деятельности корней и под-

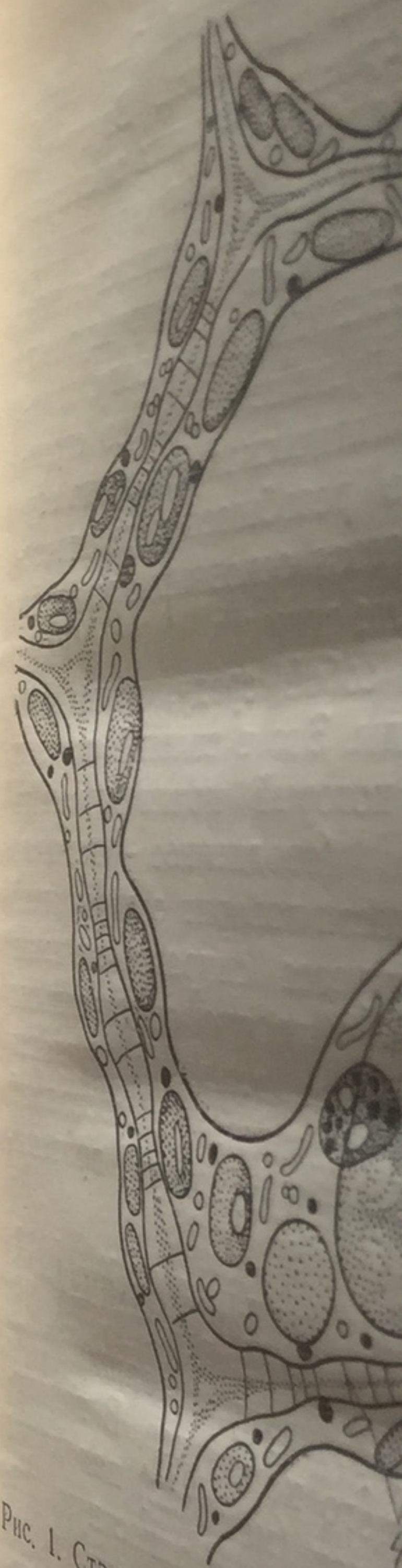


Рис. 1. Строение взрослой растительной клетки.
1 — оболочка; 2 — срединная пластинка; 3 — цитоплазма; 4 — ядро; 5 — вакуоль; 6 — хлоропласт; 7 — митохондрия; 8 — комплекс Гольджи; 9 — лизосома; 10 — крахмальное зерно; 11 — ядрышко.

летки
(66)

Капание (%)	Число молекул
4	1
7	44
0	700
4	4 000
7	7 000
0	68 000
4	12 000 000

омнить, что мо-
гической инфор-
мационных клеточ-
ных представи-
на Земле.

етки сложен и
биохимического
формальное ее
влиях внешней

ее химический
собой комп-
м веществом
ая оболочка.
летки: цито-
рии, рибосо-

яет собой
т целлюло-
белки. Эти
ность кле-
аксильных,
способность
Поэтому
онообмен-

целлюлоз-
дростати-
ое погло-
создает
и под-

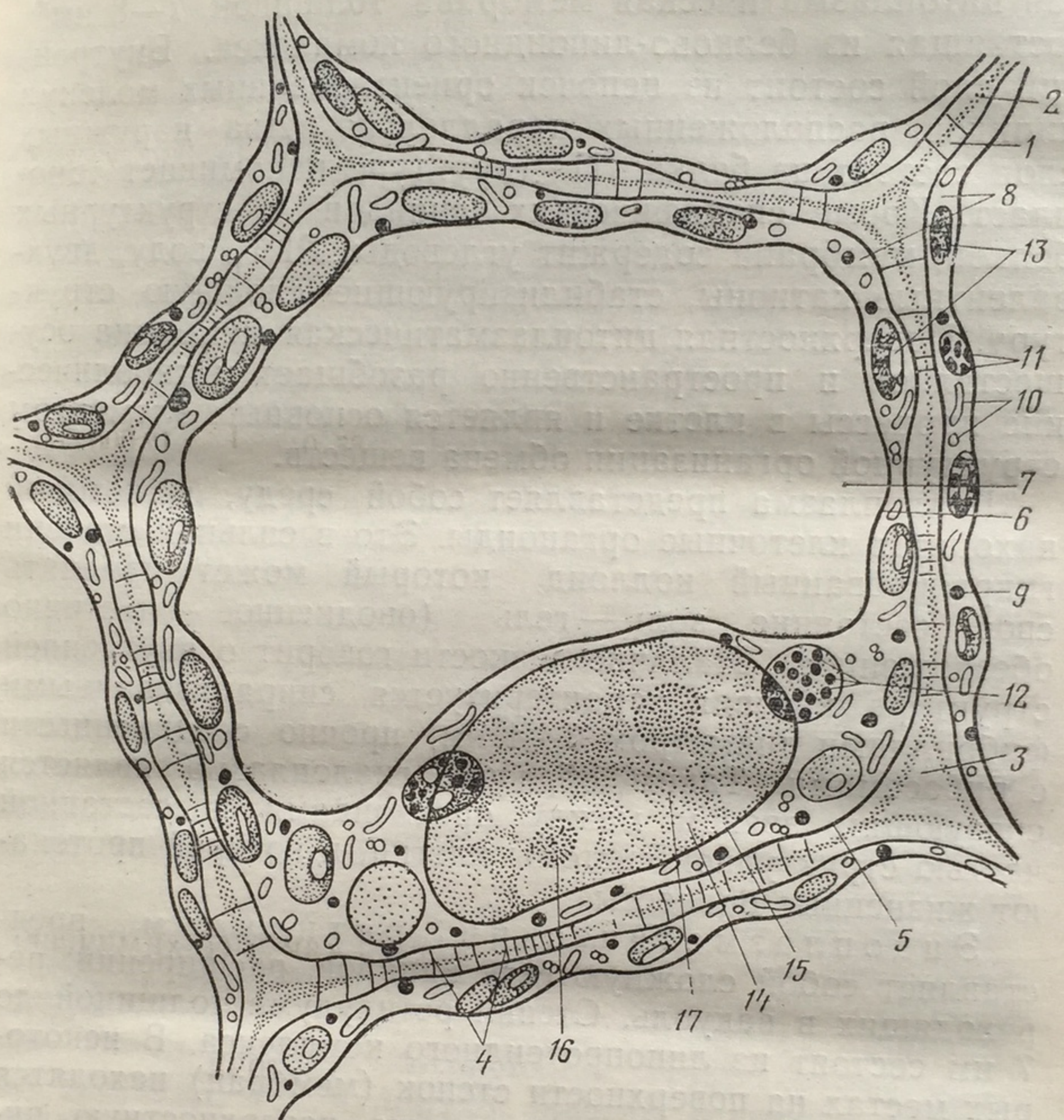


Рис. 1. Строение взрослой растительной клетки (максимальное уве-
личение светового микроскопа):

1 — оболочка; 2 — срединная пластинка; 3 — межклетник; 4 — плазмодесмы;
5 — плазмалемма; 6 — тонопласт; 7 — вакуоль; 8 — цитоплазма; 9 — капелька
масла; 10 — митохондрия; 11 — хлоропласт; 12 — граны в хлоропласте; 13 —
крахмальное зерно в хлоропласте; 14 — ядро; 15 — ядерная оболочка; 16 —
ядрышко; 17 — хроматин.

держивает постоянство среды для всех клеток растения. С возрастом клетки проницаемость оболочки уменьша-
ется за счет заполнения свободного пространства лиг-
нином, суберином, а у наружных эпидермальных клеток
кутином — веществами плотными, бактерицидными.

Цитоплазма представляет собой комплекс гиа-
лоплазмы и цитоплазматических мембран. Непосред-
ственно под клеточной оболочкой находится поверхност-

ная цитоплазматическая мембрана толщиной 7—8 нм*, состоящая из белково-липидного комплекса. Внутренний слой состоит из цепочек ориентированных молекул липидов, расположенных параллельно. Два наружных слоя состоят из белка. По структуре напоминает тонопласт. Кроме специфических липидов и структурных белков, мембрана содержит углеводы, РНК, воду, двухвалентные катионы, стабилизирующие сложную структуру. Поверхностная цитоплазматическая мембрана осуществляет и пространственно разобщает метаболические процессы в клетке и является основным элементом структурной организации обмена веществ.

Гиалоплазма представляет собой среду, в которой находятся клеточные органоиды. Это в сильной степени гидратированный коллоид, который может изменять свое состояние золь — гель (оводненное — частично обезвоженное). Наличие вязкости говорит о внутренней структуре, которая характеризуется спирализованными фибриллами диаметром 3—4 нм, прочно соединенными с рибосомами. Таким образом, гиалоплазма является связующим звеном между органоидами и составной частью структурной системы клетки, в которой протекают жизненные процессы.

Эндоплазматический ретикулум представляет собой сложную сеть каналов, расширений, переходящих в вакуоль. Стенки ретикулума толщиной до 7 нм состоят из липопротеидного комплекса. В некоторых местах на поверхности стенок (мембран) находятся рибосомы. Ретикулум пронизывает поверхностную цитоплазматическую мембрану, ядерную оболочку, плазмодесмы. Поэтому функциональное значение эндоплазматического ретикулума многообразно. Большая разветвленная сеть обеспечивает процесс циркуляции веществ как внутри, так и между клетками. Осуществляется связь между клетками организма и передача раздражения путем последовательной перезарядки поверхности мембран. Участвует во внутриклеточном обмене, обеспечивая субстратом митохондрии и рибосомы. На поверхности мембран и в их структуре находятся разнообразные ферменты: инозинтрифосфатаза, глюкозо-6-фосфатаза, ацетилхолинэстераза и другие, принимающие участие в обмене веществ клетки.

* 1 нм (нанометр) = 10^{-9} м.

Рибосомы, или гранулы, представляют собой мерную рибосомную РНК с тидной цепью с короткими Молекулы содержат 25% гисго белка со специфической ме того, имеется рибосомна ионами магния. Рибосомы на нах эндоплазматического ре Функция рибосом — синтез рибосомной РНК с информпортную РНК.

Митохондрии — окруограниченные двойной л Внутренняя мембрана обр Между кристами находится лярный матрикс, содержа рибосомам цитоплазмы, РНК и ферменты ДНК- ферменты, с помощью ко но-восстановительные про кислот и перенос электро пряженный с фосфорилир ферментации клетки коли до 5000, а внутри каждо количество крист, отчего ным. Таким образом, мит процесс дыхания, аккумуля используют ее в синтезе бо

Ядро — округлое тело лочкой, в которой имеютс мерно распределенные по пор колеблется в предела шествляется связь ядра с ческим ретикулумом и т имеет ядерный матрик стоящий из гранул диам видных фибрилл (распл нити хроматина (распл ляющие собой одну дв с белками гистонами, б ре наблюдаются транзи ся из матрикса в цитоп

Рибосомы, или гранулы Паладе, размером 10—30 нм, представляют собой молекулы высокополимерной рибосомной РНК с непрерывной полинуклеотидной цепью с короткими двуспиральными участками. Молекулы содержат 25% гистоноподобного структурного белка со специфической третичной структурой. Кроме того, имеется рибосомный белок, удерживаемый ионами магния. Рибосомы находятся только на мембранах эндоплазматического ретикулума и в гиалоплазме. Функция рибосом — синтез белка путем взаимодействия рибосомной РНК с информационной РНК через транспортную РНК.

Митохондрии — округлые тела длиной 3—4 мкм, ограниченные двойной липопротеидной мембраной. Внутренняя мембрана образует впячивания — *кристы*. Между кристами находится митохондриальный гранулярный матрикс, содержащий рибосомы, аналогичные рибосомам цитоплазмы, нити ДНК, информационную РНК и ферменты ДНК- и РНК-полимеразы, а также ферменты, с помощью которых происходят окислительно-восстановительные процессы: цикл трикарбоновых кислот и перенос электрона по дыхательной цепи, сопряженный с фосфорилированием АДФ. В период дифференциации клетки количество митохондрий возрастает до 5000, а внутри каждой митохондрии увеличивается количество крист, отчего дыхание становится интенсивным. Таким образом, митохондрии осуществляют процесс дыхания, аккумулируют энергию в связях АТФ и используют ее в синтезе белка.

Ядро — округлое тело с двойной мембранной оболочкой, в которой имеются округлые отверстия, равномерно распределенные по поверхности ядра. Диаметр пор колеблется в пределах 30—50 нм. Через поры осуществляется связь ядра с гиалоплазмой, эндоплазматическим ретикулумом и транспорт т-РНК. Внутри ядра имеется ядерный матрикс гранулярной структуры, состоящий из гранул диаметром 20 нм и тонких спиралевидных фибрилл толщиной 4 нм. В матриксе имеются нити хроматина (расплетенные хромосомы), представляющие собой одну двойную нить ДНК в комплексе с белками гистонами, богатыми аргинином. Часто в ядре наблюдаются транзитные рибосомы, передвигающиеся из матрикса в цитоплазму. В ядре могут быть одно или несколько ядрышек с высоким содержанием рибо-

нуклеопротеидов. Ядрышки являются центрами синтеза рибосомной РНК, а ядро в целом — регулятором обмена веществ клетки и органом передачи наследственности через ДНК хромосом.

Пластиды — крупные округлые тела длиной 1—10 мкм с двойной мембранной оболочкой. Пластиды подразделяются на лейкопласты — бесцветные пластиды (амилопласты, накапливающие крахмал, олеопласты, синтезирующие масла, и протеинопласты, образующие белки) и хромопласты, содержащие пигменты (хлоропласты с зеленым пигментом хлорофиллом и каротиноидопласты с желтым пигментом каротином). В корнях чаще всего встречаются лейкопласты, а в листьях — хромопласты. Внутри матрикса хлоропласта имеются граны тилакоидов, связанные двумембранными ламеллами. Кроме них, содержатся рибосомы, нити ДНК, крахмальные зерна и липидные включения. Фотосинтетические пигменты — хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды — локализованы в ламеллярной структуре хлоропласта. Основная функция пластид — синтез разнообразных органических веществ за счет химической или световой энергии.

Комплекс Гольджи состоит из параллельно расположенных уплощенных мешочков, ограниченных мембранами, мелких пузырьков вокруг них и вакуолей, находящихся на периферии зоны комплекса Гольджи. Мембраны имеют типичное трехслойное строение. Комплекс Гольджи принимает участие в секреции веществ. Секретируемыми веществами являются высокогидрированный кислый полисахарид, состоящий из глюкозы, галактозы, галактуроновой кислоты, рибозы и ксилозы, и пектины, используемые при образовании клеточных оболочек.

Транслосомы представлены телами округлой формы с гладкими или волнистыми толстыми стенками. Размер транслосом достигает 4 мкм. Для них характерен определенный функциональный цикл, заканчивающийся их полной деструкцией. Транслосомы возникают в результате деятельности комплекса Гольджи. В мериستمатических клетках они располагаются диффузно в цитоплазме. В дифференцирующихся клетках с образованием вакуолей транслосомы группируются около них. Находящиеся в цитоплазме транслосомы накапливают внутри себя продукты метаболизма, затем транспорти-

руют их в вакуоль, где сами утрачиваются и в виде темных глыбок периферии вакуоли.

Вакуоль представляет собой полость, ограниченную трехслойной мембраной. Вакуолярный матрикс имеет при расширении каналов эндоплазматического ретикулума. Такая структура обеспечивает высокую подвижность химических веществ, находящихся в вакуолярном соке. Вакуоль содержит органические кислоты и их соли, углеводы, фенолы, танины, пигменты, некоторые ферменты. Таким образом, вакуоль поддерживает высокий осмотический потенциал сока и обеспечивает тем самым тургорные свойства, находящиеся в нем продукты обмена, ядовитые для цитоплазмы.

Заканчивая физиологическую характеристику вакуолей, следует отметить, что наиболее важным элементом протопласта клетки является липидная мембрана, образующая вакуолярную систему — органонды, обеспечивающие сокращения и перемещения в гиалоплазме. Таким образом, вакуоли являются важным способом территориальной организации биохимических процессов, обеспечивающих жизнь растительных организмов.

Контрольные вопросы

1. Почему клетка является структурной единицей организма?
2. В чем особенность строения молекулы белков?
3. Какой физиологический процесс происходит в вакуолях?
4. Почему моносахариды, а не полисахариды являются основным источником энергии для клетки?
5. Зачем нужны витамины клетке?
6. В чем особенность строения органонд и как они функционируют?

руют их в вакуоль, где сами утрачивают форму, деструктурируются и в виде темных глыбок располагаются по периферии вакуоли.

Вакуоль представляет собой значительную полость, ограниченную трехслойной мембраной. Возникает при расширении каналов эндоплазматического ретикулума. Вакуолярный матрикс имеет гранулярную структуру из тонких переплетенных фибрилл и белковых компонентов. Такая структура обеспечивает несмешиваемость химических веществ, находящихся в вакуоли. Вакуолярный сок содержит минеральные ионы, органические кислоты и их соли, углеводы, пектины, гликозиды, фенолы, танины, пигменты, алкалоиды, белки и некоторые ферменты. Таким образом, вакуоль поддерживает высокий осмотический потенциал вакуолярного сока и обеспечивает тем самым тургор клетки; хранит временно вещества, находящиеся в избытке; локализует продукты обмена, ядовитые для цитоплазмы.

Заканчивая физиологическую характеристику органоидов, следует отметить, что наиболее общим структурным элементом протопласта клетки является белково-липидная мембрана, образующая комплексную систему. Такие системы — органоиды, обладающие свойством сокращения и перемещения в гиалоплазме, служат своеобразным способом территориального сближения сопряженных биохимических процессов, лежащих в основе жизни растительных организмов и всего живого.

Контрольные вопросы

1. Почему клетка является структурной и функциональной единицей организма?
2. В чем особенность строения молекулы белка?
3. Какой физиолого-биохимической особенностью обладают ферменты?
4. Почему моносахариды, а не полисахариды участвуют в метаболизме клетки?
5. Зачем нужны витамины клетке?
6. В чем особенность строения органоидов клетки и какой закономерности подчиняется ее молекулярный состав?

РАЗДЕЛ ВТОРОЙ

ВОДНЫЙ РЕЖИМ

ЗНАЧЕНИЕ ВОДЫ ДЛЯ ОРГАНИЗМА

Вода — основа жизнедеятельности живого организма и преобладает количественно среди остальных компонентов клетки. Физиологическое значение воды огромно. При активной жизнедеятельности организма даже незначительное обезвоживание может привести к нарушению обмена веществ и гибели растения. Однако естественное уменьшение воды в онтогенезе организма сопряжено с замедлением физиолого-биохимических процессов и вступлением растения в состояние покоя, или анабиоза. Такое состояние наблюдается у созревающих семян; может быть у проса, как адаптивная реакция к временному обезвоживанию в период засухи: растения вянут, кажутся погибшими, но после дождя быстро восстанавливают нормальный уровень физиолого-биохимических процессов.

Вода, пропитывая цитоплазму, является внутриклеточной водной средой, в которой протекают все биохимические реакции, составляющие сущность жизни. Кроме того, вода может непосредственно участвовать в биохимических реакциях и как исходное вещество, и как продукт реакции. Так, при гидролизе сложного органического вещества вода присоединяется к разорвавшимся химическим связям, в результате чего образуются гидратированные молекулы этого вещества, а при окислении углеводов оксидазы переносят водород субстрата на кислород воздуха с образованием воды.

Вода для организма является терморегулирующим фактором. Благодаря высокой удельной теплоемкости и теплоте парообразования вода стабилизирует температуру организма, который становится невосприимчивым к резким, иногда опасным колебаниям температуры

окружающей среды. С любой температурой предотвращает перегрев и обеспечивает тений.

Высокое поверхностное натяжение плазмы и ее адсорбционная способность из внешней среды и того, поверхностное натяжение растворов по тканям.

Главным свойством молекул. Это свойство об ионов и белковых молекул. Это свойство об коллоида и его переход, ме того, полярность молекул воды.

Структура воды связана с двумя ядрами водорода и одним электроном, образуют равнобедренный треугольник, а также расстояния между ядрами в парообразном состоянии не

в состоянии льда. Поэтому

1,91 рад., а в паре — 1,84 рад.

Из десяти электронов, два вращаются вблизи ядер, семь электронов движутся по орбитам. Оси двойных связей O—H, проходят через углы, равные тетраэдрическому углу, лежат в плоскости, перпендикулярной плоскости

эллиптических орбит направления такого расположения ядер, тогда как с противоположных сторон, сосредоточены два

эллиптических орбит направления такого расположения ядер, тогда как с противоположных сторон, сосредоточены два

эллиптических орбит направления такого расположения ядер, тогда как с противоположных сторон, сосредоточены два

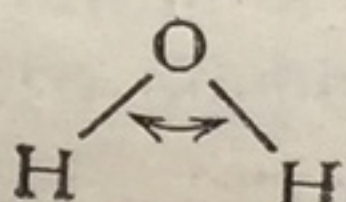
эллиптических орбит направления такого расположения ядер, тогда как с противоположных сторон, сосредоточены два

окружающей среды. Способность воды испаряться при любой температуре предохраняет организм от местных перегревов и обеспечивает водообмен у зимующих растений.

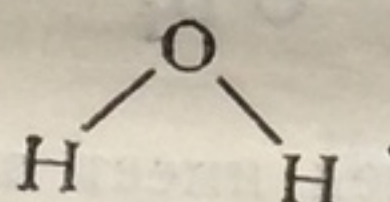
Высокое поверхностное натяжение воды обуславливает процесс адсорбции ферментов на мембранах цитоплазмы и ее органоидов, а также ионов при их адсорбции из внешней среды и десорбции в цитоплазму. Кроме того, поверхностное натяжение способствует передвижению растворов по тканям растения.

Главным свойством воды является полярность ее молекул. Это свойство обуславливает процесс гидратации ионов и белковых молекул, что определяет устойчивость коллоида и его переходное состояние золь — гель. Кроме того, полярность молекул обеспечивает структурность воды.

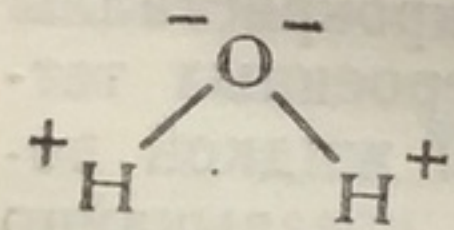
Структура воды связана с пространственным расположением двух ядер водорода и одного ядра кислорода в молекуле. Три ядра образуют равнобедренный треугольник, у основания которого располагаются два протона водорода. Длина боковых сторон треугольника, а также расстояние между протонами у молекул воды в парообразном состоянии несколько меньше, чем у тех же молекул

в состоянии льда. Поэтому и угол  во льду составляет 1,91 рад., а в паре — 1,84 рад.

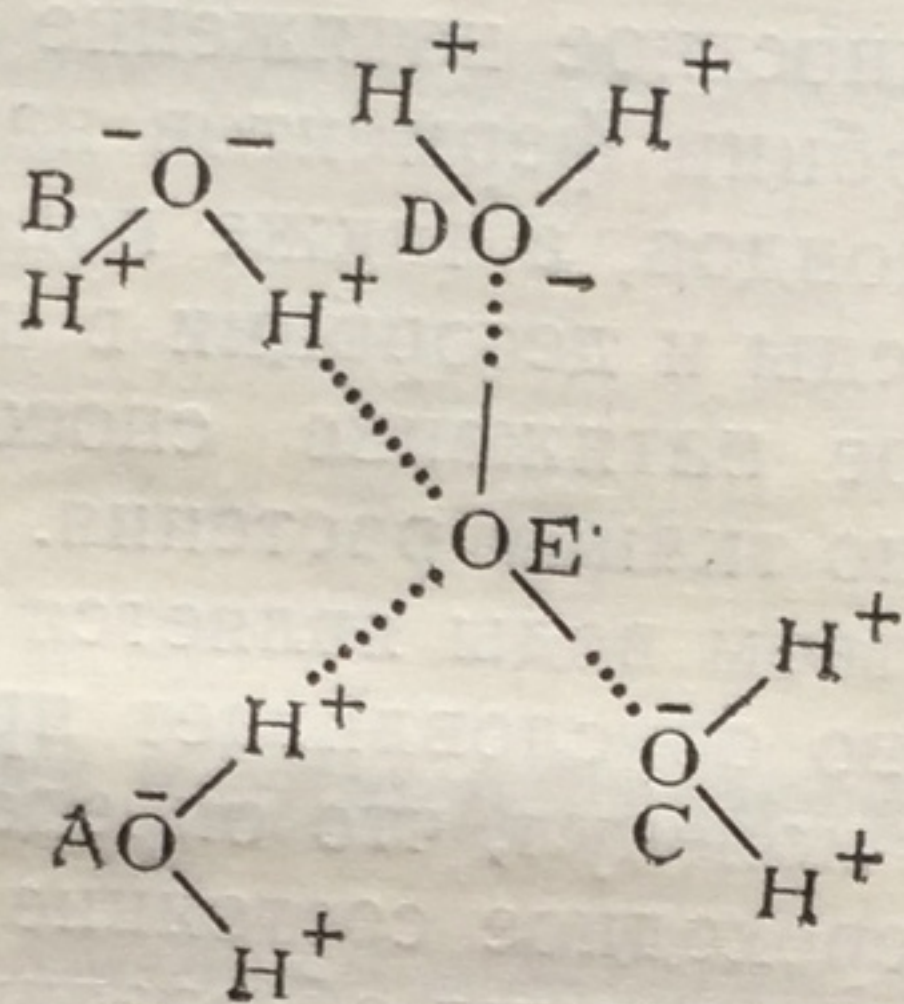
Из десяти электронов, окружающих три ядра молекулы воды, два вращаются вблизи ядра кислорода, тогда как остальные восемь электронов движутся попарно по четырем вытянутым эллиптическим орбитам. Оси двух из этих орбит, направленных вдоль связей О—Н, проходят через ядра водорода и кислорода, образуя угол, равный тетраэдрическому (1,91 рад.). Оси двух других орбит лежат в плоскости, проходящей через ядро кислорода, и пер-

пендикулярной плоскости . Таким образом, оси четырех

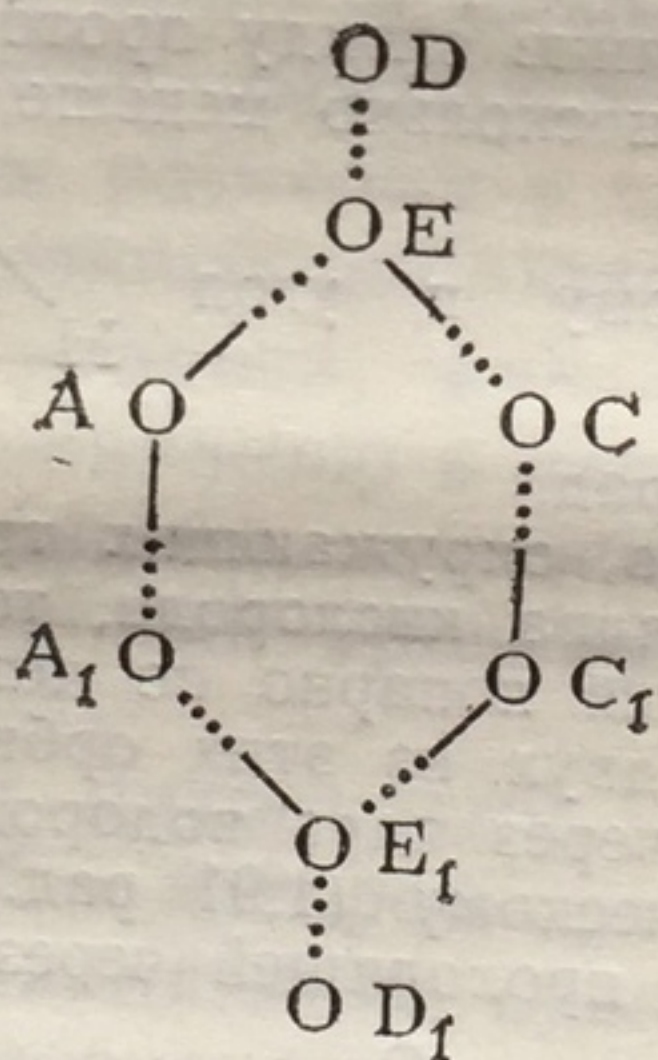
эллиптических орбит направлены к вершинам тетраэдра. В результате такого расположения электронов вокруг ядер водорода и кислорода электрические заряды в молекуле воды оказываются сосредоточенными в вершинах тетраэдра. Два отрицательных полюса электрического заряда оказываются по одну сторону молекулы воды, тогда как с противоположной стороны, где располагаются протоны, сосредоточены два положительных электрических заряда

. Это свойство обуславливает связывание молекул воды друг с другом при помощи водородных связей.

Во льду отрицательные полюсы каждой молекулы примыкают к положительным полюсам других молекул, в результате чего каждая молекула оказывается связанной водородными связями с четырьмя соседними молекулами.



При таком расположении молекул воды по всему кристаллу льда образуется решетка с гексагональной структурой. Наглядно это можно представить, если молекулу E в тетраэдре расположить в одной плоскости с молекулами A, C и D. Тогда два тетраэдра, соединенных водородными связями, можно изобразить в следующем виде:



Благодаря такому строению лед имеет ажурную структуру с множеством пустот, размеры которых превышают размеры молекул воды. Поэтому плотность льда сравнительно невысокая (< 1). При плотной упаковке молекул воды лед имел бы плотность 1,84. При повышении температуры льда увеличивается объем жидкости в результате усиления колебаний молекул воды около положений равновесия, и за счет усиления диффузии большое число молекул воды попадает в пустоты. Результатом этих явлений оказывается максимальная плотность воды при 277K, после чего наблюдаются разрушение кристаллической решетки льда на отдельные микрокристаллы размером до 1 нм и дефекты структуры в виде недостроенных тетраэдров и единиц гексагональной структуры. Молекулы жидкой воды также соединены водородными связями, которые чрезвычайно лабильны: они легко разрываются и вновь восстанавливаются.

Вследствие этого коэффициент диффузии в мерной их тепловой движимости в жидкой воде.

Состояние

В живой клетке вода и новении с молекулами клетчатки и др. При этом Во-первых, соединение мо полимера сопровождается объема воды и полимера лой в 303 МПа и выделен полимера сила сжатия и Эти явления можно наблюд

Во-вторых, мономер макромолекулы полимера тию и вода переходит в о ды состояние. Коллоидно ентирует находящиеся создавая вокруг себя ли ки прочно связанной, стр логию процессов гидрата ды указывают равенства проводности.

Структурированные с макромолекулами поли сти образовывать водоп ами, входящими в состав Количество молекул пой, зависит от ее ха ра сынский, 1959).

Полярная групп —ОН

—COOH
—CO, NH—
—NH₂
—CO, NH—

глюкозный остаток

Вследствие этого коэффициент диффузии молекул воды, являющийся мерой их теплового движения во льду, в миллион раз меньше, чем в жидкой воде.

СОСТОЯНИЕ ВОДЫ

В живой клетке вода находится в тесном соприкосновении с молекулами полимеров: белка, крахмала, клетчатки и др. При этом наблюдаются два явления. Во-первых, соединение молекул воды с макромолекулой полимера сопровождается уменьшением суммарного объема воды и полимера за счет огромного сжатия силой в 303 МПа и выделения тепла. По мере гидратации полимера сила сжатия и выделение тепла уменьшаются. Эти явления можно наблюдать при набухании семян.

Во-вторых, мономолекулярный слой воды вокруг макромолекулы полимера подвергается сильному сжатию и вода переходит в особое, отличное от жидкой воды состояние. Коллоидное вещество упорядочивает, ориентирует находящиеся по соседству молекулы воды, создавая вокруг себя льдоподобные гидратные оболочки прочно связанной, структурированной воды. На аналогию процессов гидратации коллоида и замерзания воды указывают равенства теплового эффекта и электропроводности.

Структурированные молекулы воды тесно связаны с макромолекулами полимеров благодаря их способности образовывать водородные связи с полярными группами, входящими в состав белков, углеводов и др.

Количество молекул воды, связанных полярной группой, зависит от ее характера и сильно колеблется (Пасынский, 1959).

Полярная группа	Число молекул воды
—OH	3
—COOH	4
$\begin{array}{c} \diagup \text{CO} \diagdown \\ \diagdown \text{NH} \diagup \end{array}, \text{—CONH—}$	2
—NH ₂	2—3
—CO, NH—	1
глюкозный остаток	3

Наряду с гидратацией макромолекул по месту расположения полярных групп существенную роль в образовании льдоподобной, структурированной воды вокруг макромолекул играют неполярные, гидрофобные группы. Множество неполярных групп в составе таких важных в биологическом отношении макромолекул, как белки (б-сковые остатки валина, лейцина, фенилаланина), дает основание предположить образование кристаллизационных гидратов, которые плавятся при значительно более высокой температуре, чем кристаллы льда. Молекулы воды в кристаллизационных гидратах расположены не в гексагональном порядке, как у нормально-го льда, а в пентагональном. Пять молекул воды образуют пентагоны, которые образуют большие полиэдры (часто додекаэдры). Полиэдры имеют очень открытую структуру, поэтому кристаллогидраты были бы нестабильны, если бы имеющиеся в их структуре пустоты оставались незанятыми. При заполнении пустот получают стабильные гидраты. Неполярные группы заполняют именно эти пустоты, вследствие чего структура гидратов настолько стабилизируется, что гидрат плавится в ряде случаев при температуре порядка 25—30°С. При высокой температуре у кристаллогидрата происходит дезорганизация молекул воды, в результате чего кристаллическая решетка расплавляется и теряется стабилизирующее действие аполярных групп. Такое состояние кристаллогидрата наблюдается при денатурации белкового коллоида.

Кроме макромолекул, стабилизирующее действие на кристаллическую решетку воды оказывают ионы. Положительную гидратацию вызывают ионы магния, кальция, лития, которые снижают подвижность воды вокруг ионов, связывают молекулы воды, тем самым стабилизируя решетку. Другие ионы (калий, цезий) вызывают отрицательную гидратацию, при которой подвижность молекул воды повышается и решетка разрушается. Эти явления наблюдаются при проникновении ионов кальция и калия в клетку. Кальций вызывает судорожный (вогнутый) плазмоллиз цитоплазмы, а калий — выпуклый и даже колпачковый за счет разжижения цитоплазмы под действием повышенной подвижности молекул воды.

Таким образом, в клетках растений, животных и микроорганизмов нет какой-либо изолированной фрак-

ции прочно связанной
Вся внутриклеточная
ностью, зависящей от
ров и поглощения ион
ступны для поступающ
вовлекается в биохимич
обмена организмов.

ПОГЛ

Растения поглощают
она может быть в трех
газообразном. Для осу
растению необходима в

Попадая в почву в
под действием силы тя
поры. В почве движени
такие силы, как сорбци
ния молекул воды с по
ных слоев почвенных
лярные или менисковы
диффузию воды) и сос
спечивают поглощение
от величины сил, дейст
жет быть доступной и
му почвенная вода по
состоянию растения де

К первому типу отн
почвенными частицами
В количественном выр
максимальной гигроско

Второй тип — труд
да. Она может поддер
чек роста, но не може
ных тканей даже при
насыщенную водяным
словливает устойчивое
эффицент завядания.

Третий тип — это д
вода, которая при сла
тургор клеток, обеспе
мальное созревание
вод

ции прочно связанной воды, не поддающейся обмену. Вся внутриклеточная вода обладает высокой подвижностью, зависящей от биосинтеза макромолекул полимеров и поглощения ионов. Органоиды клетки легкодоступны для поступающей извне воды, которая быстро вовлекается в биохимические реакции и в процесс водообмена организмов.

ПОГЛОЩЕНИЕ ВОДЫ

Растения поглощают в основном воду из почвы, где она может быть в трех состояниях: твердом, жидком и газообразном. Для осуществления процесса водообмена растению необходима вода в жидком состоянии.

Попадая в почву в виде атмосферных осадков, вода под действием силы тяжести просачивается в почвенные поры. В почве движению воды вниз противодействуют такие силы, как сорбционные (силы взаимного притяжения молекул воды с ионами и молекулами поверхностных слоев почвенных частиц), поверхностные (капиллярные или менисковые), осмотические (вызывающие диффузию воды) и сосущие силы корневых систем (обеспечивают поглощение воды растением). В зависимости от величины сил, действующих на воду в почве, она может быть доступной и недоступной для растения. Поэтому почвенная вода по отношению к физиологическому состоянию растения делится на шесть типов.

К первому типу относится вода, прочно связанная с почвенными частицами и недоступная для растений. В количественном выражении она является величиной *максимальной гигроскопичности* почвы.

Второй тип — труднодоступная непродуктивная вода. Она может поддерживать жизнь хорошо укрытых точек роста, но не может восстановить тургор растительных тканей даже при помещении растений в атмосферу, насыщенную водяным паром. Количество этой воды обуславливает устойчивое завядание, определяемое как *коэффициент завядания*.

Третий тип — это доступная, но малопродуктивная вода, которая при слабой транспирации поддерживает тургор клеток, обеспечивает замедленный рост и нормальное созревание репродуктивных органов. Содержание такой воды соответствует *влажности торможения роста*.

Четвертым типом является нормально доступная и нормально продуктивная вода, обеспечивающая нормальный рост и развитие растения. Эта вода характеризуется *полевой влажностью почвы*.

Пятый тип воды, хотя и легкодоступный для растений и обеспечивающий накопление биомассы, может поглощаться растением только в том случае, если в почве имеется около 15% по объему воздуха.

Шестой тип — избыточная для растения вода, в которой могут нормально расти и развиваться только растения с воздухопроводящей тканью (аэренхимой). Остальные растения не могут жить, так как у них нарушаются процессы дыхания и минерального питания.

Усвоение растением доступной воды из почвы в основном зависит от скорости образования зон поглощения и длины корней: у овса в верхних слоях почвы образуется 6 см² корневой поверхности на 1 см³ почвы, у ржи — 12, у мятлика — 26 см². Количество корневых волосков на этот объем почвы приходится: у овса 10 тыс., у ржи 20 тыс., у мятлика 67 тыс. Из этого следует, что наиболее эффективно поглощает воду мятлик, его корневая система буквально пронизывает каждую почвенную частицу, извлекая из нее воду.

Вода в почве находится или в составе почвенного раствора, или адсорбирована почвенными частицами. Причем активность молекул (химический потенциал) почвенной воды значительно ниже по сравнению с чистой водой. Повышение активности молекул связано с увеличением их количества в данном растворе, а это значит, что при уменьшении концентрации раствора водоудерживающая сила его приближается к нулю. Это явление заставляет передвигаться воду по градиенту потенциала из среды с высокой активностью молекул в среду с низкой активностью до уравнивания последней. Скорость передвижения воды определяется *осмотическим потенциалом* (давлением), находящимся в прямой зависимости от концентрации раствора.

Внутриклеточная вода обладает пониженной активностью из-за присутствия солей, сахаров, белков. При контакте со свободной водой последняя проникает в вакуоль через полупроницаемые перепонки — плазмалемму и тонопласт. Такое явление называется *осмосом*. Клеточные стенки и мембраны упруго растягиваются и создают *тургорное давление*. При равновесии активности

внутриклеточной воды растений находятся в равновесии.

Следовательно, вода, равная разности тургорного давления и осмотического давления, называется *тургорной*.

Однако T может быть и отрицательной, в этом случае происходит обезвоживание клетки, которая теряет тургорное давление. Это явление называется *плазмолизмом*.
$$T = P - (-\pi) = P + \pi$$

Обезвоживание приводит к отставанию цитоплазмы от клеточной оболочки. Это явление называется *плазмолизмом*.
В клетке $T = 0$, $S = 0$.

Таким образом, одной из основных причин, вызывающих увядание растений, является недостаточность активности воды, обусловленная электрическими силами.

Передвижение воды в растении происходит как активный процесс, так и пассивный. В отличие от гетерогенного процесса, при котором происходит диффузия молекул воды, при активном процессе происходит осмос. Вода движется из области с высокой активностью в область с низкой активностью. Сила, вызывающая движение воды, называется *осмотическим потенциалом*.
Внутриклеточная вода обладает пониженной активностью из-за присутствия солей, сахаров, белков. При контакте со свободной водой последняя проникает в вакуоль через полупроницаемые перепонки — плазмалемму и тонопласт. Такое явление называется *осмосом*. Клеточные стенки и мембраны упруго растягиваются и создают *тургорное давление*. При равновесии активности

Активность воды различна. В цитоплазме она выше, чем в вакуолях.

внутриклеточной воды и воды окружающей среды ткани растений находятся в максимальном тургорном состоянии.

Следовательно, сила S , с которой клетка всасывает воду, равна разности между осмотическим давлением P и тургорным давлением T : $S = P - T$.

Однако T может быть величиной отрицательной. При этом сжимающаяся цитоплазма под действием постепенного обезвоживания в воздухе втягивает внутрь клетки оболочку, которая упруго натягивается, но не давит. Такое явление называется циторризом. При этом $S = P - (-T) = P + T$.

Обезвоживание клетки в растворе соли приводит к отставанию цитоплазмы от клеточных стенок. Такое явление называется *плазмолизом*. В плазмолизированной клетке $T = 0$, $S = P$.

Таким образом, разность активности воды является основной причиной, заставляющей воду передвигаться из почвы в растение, а из растения в атмосферу. Разность активности воды может быть обусловлена химическими, электрическими, поверхностными и другими силами.

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ

Передвижение воды в цитоплазме можно рассматривать как активированную диффузию, при которой молекулы воды преодолевают потенциальные энергетические барьеры. В отличие от газов диффузия в жидкостях (особенно гетерогенных) и твердых телах является прерывистым процессом. Молекула движется до полной потери своей кинетической энергии за счет столкновения с другими молекулами и процесса хемогидратации, в котором сила молекулярного притяжения со стороны частиц дисперсной фазы цитоплазмы препятствует свободному движению воды. Остановившаяся молекула вращается вокруг среднего положения и удерживается силами межмолекулярного сцепления. Получив дополнительное количество энергии от процесса дыхания, молекула преодолевает силы межмолекулярного сцепления и продолжает движение.

Активность воды в цитоплазме, почве и атмосфере различна. В цитоплазме активность более постоянная и зависит от обмена веществ. Вододерживающая сила клеток не превышает 1,01 МПа. В почве активность во-

ды зависит от агроэкологической зоны и содержания солей. Величина водоудерживающей силы достигает 4,04 МПа, а в воздухе при относительной влажности 80% — 10,1 МПа, а при 47% — 101 МПа. Огромная разница в активности воды между растением и атмосферой обуславливает поступление и передвижение воды в растении за счет работы «верхнего концевой двигателя», т.е. за счет *транспирации* воды листьями. Прекращение транспирации приводит к резкому сокращению поглощения воды корнями. Однако при удалении листьев корни продолжают поглощать воду и подавать ее в стебель. Это объясняется действием «нижнего концевой двигателя» водного тока, или активным поглощением воды корнем.

Активное поглощение воды корнем проявляется в «плаче растения» и гуттации. «Плач растения» — это выделение жидкости из перерезанного стебля. Такую жидкость называют *пасоккой*. Выделение пасоки определяется временем жизни клеток корня, которые поглощают питательные вещества, притекающие из листьев. Характер выделения пасоки ритмичный. В течение года максимум выделения весной, минимум — осенью, в течение суток соответственно днем и ночью.

Гуттация — это выделение пасоки у неповрежденного растения через кончики листьев, когда оно находится во влажной атмосфере или при интенсивном поглощении воды и минеральных веществ из почвы. В обоих случаях транспирация не обеспечивает водоотдачу, и нагнетаемая корнями пасока выдавливается через гидатоды.

Активное выталкивание воды в ксилему осуществляет клетка корня, непосредственно примыкающая к сосуду проводящей системы. Ввиду полярности клетки по отношению к обмену веществ на конце ее, обращенном к корневому волоску, активность молекул воды ниже, чем на конце, обращенном к сосуду. Вода, передвигающаяся от корневого волоска по живым клеткам за счет все возрастающей сосущей силы, увеличивает активность молекул. Тургорное давление преобладает над активностью молекул воды в цитоплазме, примыкающей к сосуду, и сосущая сила из положительной величины превращается в отрицательную. Вода выталкивается против градиента потенциала в сосуды ксилемы, где ее активность во много раз больше, чем в клетках корня. Сила нагнетания небольшая и колеблется от 0,1 до 0,3 МПа.

Минимальная а...
обуславливает испар...
оболочек в межклетн...
межклетников через...
В клетках повышает...
ксилемы поступает в...
ния превышает нагн...
Вода в сосудах...
молекулярного сцепл...
воздух присутствова...
0,1 МПа он выделял...
молекулярное сцепл...
ве водной нити водо...
Этого не происходит...
ся около сосудов, а...
зультате чего водны...
ня и листа.

Поскольку сила...
двигателя» водного...
ния «нижнего конц...
мы постепенно уме...
лекулярного сцепл...
ды со стенками со...
уменьшается диам...
стебля. Водные ни...
зиновому жгуту. Э...
мальном водообме...
дой. Натяжение во...
характер с максим...
и вечером. Причём...
на более отчетлив...
ционного периода...
ходится в прямо...
вий, как это видн...

5. Натяжение вод

Побег	2/VII облач
1970 года	
1971 »	
1972 »	870
1973 »	640
	240
	210

Минимальная активность молекул воды в атмосфере обуславливает испарение ее с поверхности клеточных оболочек в межклетники листа. Водяной пар по системе межклетников через устьица выходит в атмосферу. В клетках повышается сосущая сила, и вода из сосудов ксилемы поступает в живые клетки листа. Сила разрежения превышает нагнетание в 5 раз.

Вода в сосудах ксилемы удерживается за счет сил молекулярного сцепления и отсутствия воздуха. Если бы воздух присутствовал в пасоке, то при разрежении 0,1 МПа он выделялся бы в виде пузырьков и разрывал молекулярное сцепление, равное 35,3 МПа. При разрыве водной нити водообмен у растения прекратился бы. Этого не происходит, так как живые клетки, находящиеся около сосудов, адсорбируют воздух из пасоки, в результате чего водные нити прочно связывают клетки корня и листа.

Поскольку сила разрежения «верхнего конечного двигателя» водного тока преобладает над силой нагнетания «нижнего конечного двигателя», то в сосудах ксилемы постепенно уменьшается количество пасоки. Сила молекулярного сцепления прочно связывает молекулы воды со стенками сосудов, поэтому с уменьшением пасоки уменьшается диаметр сосуда, а вместе с ним и диаметр стебля. Водные нити как бы вытягиваются подобно резиновому жгуту. Это явление наблюдается при минимальном водообмене между растением и внешней средой. Натяжение водных нитей стебля носит ритмичный характер с максимумом в полдень и минимумом утром и вечером. Причем в ясную погоду ритмичность выражена более отчетливо, чем в дождливую. В течение вегетационного периода натяжение водных нитей растений находится в прямой зависимости от климатических условий, как это видно у гинкго двухлопастного (табл. 5).

5. Натяжение водных нитей у гинкго двухлопастного (в мкм)

Побег	Диаметр побега						
	2/VII облачно	9/VII ясно	16/VII ясно	23/VII ясно	6/VIII дождь	14/IX ясно	12/X ясно
1970 года	870	866	850	820	850	620	600
1971 »	645	639	617	577	640	518	501
1972 »	245	240	229	208	230	105	96
1973 »	214	210	205	196	217	100	94

ВЫДЕЛЕНИЕ ВОДЫ

По натяжению водных нитей стебля можно косвенно судить о величине транспирации растения. Под транспирацией листьев растений понимают перенос водяного пара вдоль градиента концентрации с испаряющих поверхностей внутри листа к наружной его поверхности и далее в атмосферу для охлаждения листа и обновления воды в растении. При этом учитывается сопротивление диффузии водяного пара:

$$E = \frac{B - A}{CB + CA},$$

где E — испарение (в $\text{кг/м}^2 \cdot \text{с}$); $B - A$ — разность между концентрацией водяного пара (в кг/м^3) внутри листа и в атмосфере; $CB + CA$ — общее сопротивление диффузии водяного пара внутри листа и атмосфере.

В случае увлажнения листа уравнение примет следующий вид:

$$E = \frac{L - A}{CA},$$

где L — концентрация водяного пара на поверхности листа (в кг/м^3).

Количество водяного пара, отнесенного к единице поверхности листа за единицу времени, называется *интенсивностью транспирации*.

Предложенные Р. Слейчером (1970) уравнения по определению транспирации листа (E) отображают физическую сторону процесса, основанную на разности активности молекул парообразной воды. При этом сопротивление диффузии водяного пара зависит от скорости движения воздуха. Сопротивление диффузии водяного пара на влажной поверхности листа хлопчатника шириной 10 см при скорости ветра 0,1 м/с равнялось 3,0 с/см, при 1,0 м/с 1,0 с/см, а при 10 м/с составило 0,3 с/см. У листа злака шириной 1 см — соответственно 1,0; 0,3; 0,1 с/см.

У молодых листьев преобладает кутикулярная транспирация, а с возрастом — устьичная. При кутикулярной транспирации сопротивление диффузии водяного пара у теневыносливых растений составляет 20 с/см и меньше, а у световыносливых — 200 с/см и больше. Это обусловливается различной толщиной и формой кутикулярной поверхности у ксерофитов и мезофитов. В среднем у сельскохозяйственных культур сопротивление диффузии

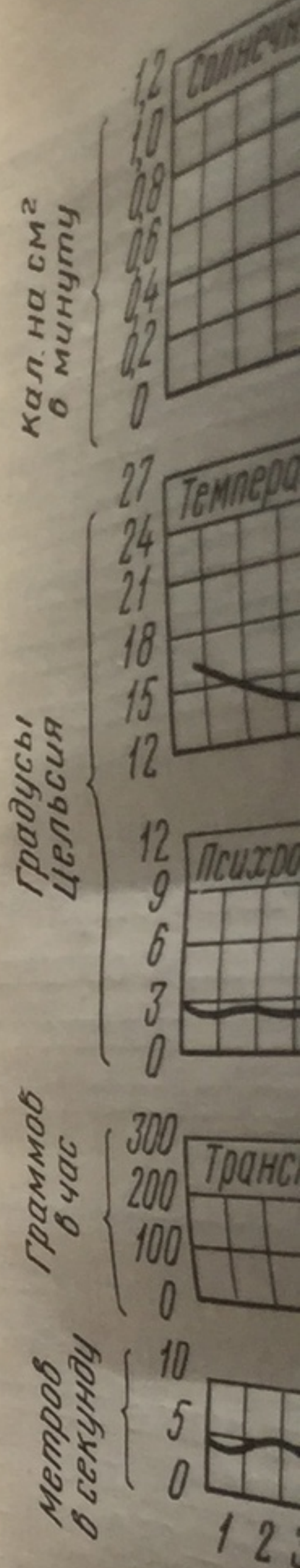


Рис. 2. Кривые зависимости транспирации от различных факторов

пара колеблется в большой степени и атмосферное давление и атмосферное давление диффузии 0,5 с/см, у кукурузы 3,2, у томата и устьицах с раз.

Таким образом, в соответствии с биохимическими процессами, происходящими в растении, можно отнести к испаряющей поверхности по площади. Поскольку

воды

стебля можно косвенно
растения. Под транс-
порт перенос водяного
с испаряющих поверх-
его поверхности и д-
листа и обновлен-
вается сопротивлен-

ность между concentra-
а и в атмосфере; СВ-
яного пара внутри ли-
ение примет следу-

верхности листа (в
го к единице по-
зывается интен-

уравнения по
ражают физи-
азности актив-
том сопротив-
скорости дви-
одяного пара
ка шириной
3,0 с/см, при
с/см. У листа
3; 0,1 с/см.
рная транс-
тикулярной
ого пара у
и меньше,
о обуслов-
тикулярной
реднем у
диффузии

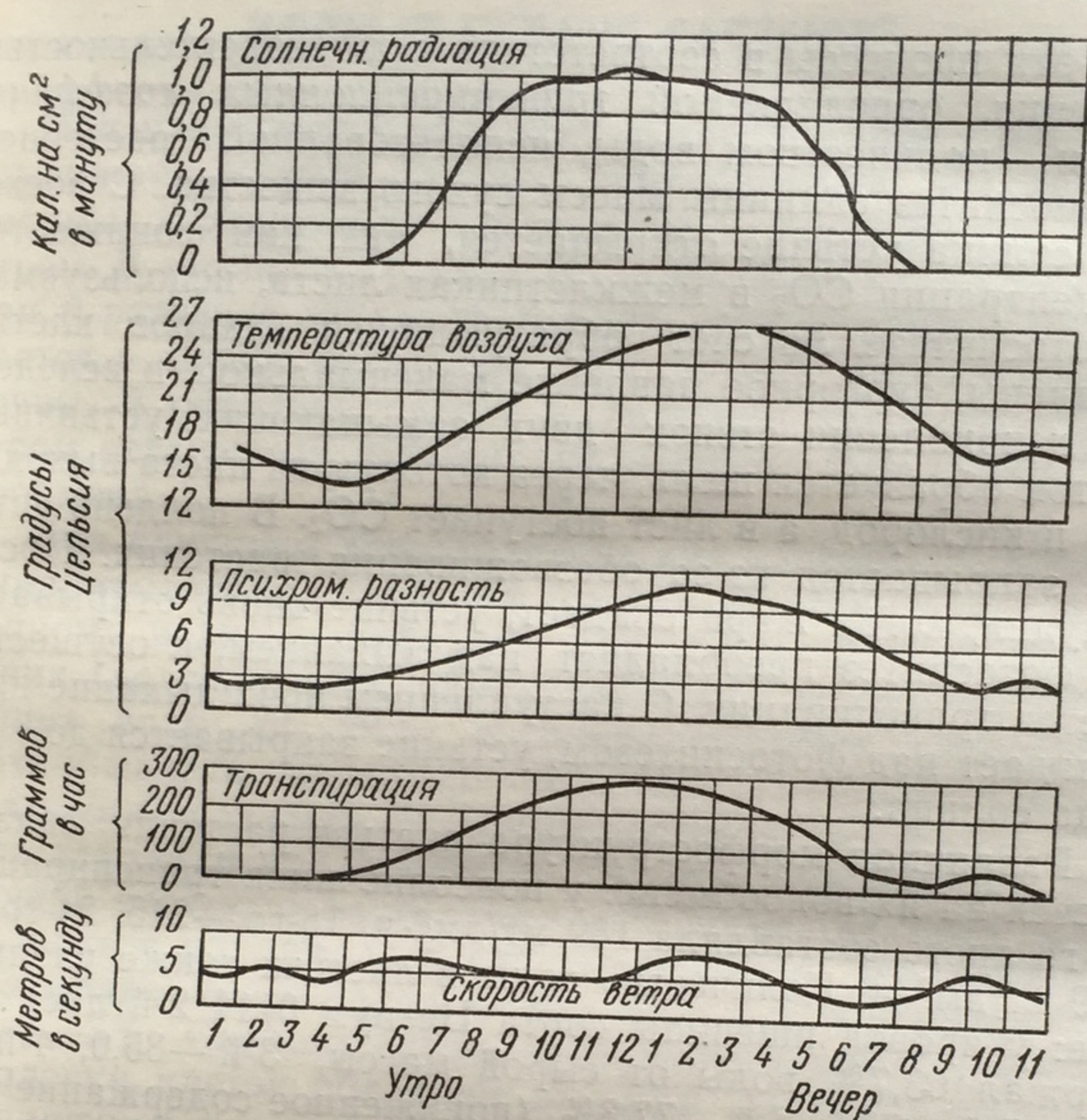


Рис. 2. Кривые суточного хода транспирации и важнейших факторов внешней среды, влияющих на транспирацию.

пара колеблется от 20 до 80 с/см. Устьичная транспирация в большой мере осуществляет водообмен между растением и атмосферой. При открытых устьицах сопротивление диффузии водяного пара у пшеницы составляет 0,5 с/см, у кукурузы — 0,8, у хлопчатника — 2,0, у репы — 3,2, у томата и фасоли — более 4 с/см; при закрытых устьицах сопротивление увеличивается во много раз.

Таким образом, устьице регулирует транспирацию в соответствии с условиями среды и уровнем физиолого-биохимических процессов у растения. Это подтверждается относительной транспирацией — транспирацией, отнесенной к испарению со свободной водной поверхности, равной по площади листу.

Поскольку через устьичные щели осуществляется газообмен фотосинтеза и дыхания, то устьице поддержи-

вает эти процессы в соответствии с жизнедеятельностью растения, определяемой транспирационным коэффициентом — количеством воды, использованной растением на биосинтез единицы массы сухого вещества. С восходом солнца устьице открывается, так как понижается концентрация CO_2 в межклетниках листа, используемая в фотосинтезе. За счет образующихся сахаров клетки оводнены, тургорное давление максимальное, и вследствие искривления стенок двух замыкающих устьичных клеток образуется щель, через которую из листа выходит пар и кислород, а в лист поступает CO_2 . В полдень устьице закрывается из-за обезвоживания растения. После полудня, когда жара спадает, устьице вновь открывается, фотосинтез преобладает над дыханием, и осуществляется транспирация. С наступлением ночи дыхание преобладает над фотосинтезом, устьице закрывается до восхода солнца.

Различная морфоструктура листьев растения сказывается на их водообмене: у подсолнечника транспирация 10-го листа составляла $189 \text{ мг/дм}^2 \cdot \text{ч}$, 18-го — 245 , 24-го — $339 \text{ кг/дм}^2 \cdot \text{ч}$. Количество воды в листьях также различное: у яровой пшеницы сорта Цезиум 0111 2-й лист содержал 63,7% воды от сырой массы, 3-й — 85,0, 4-й — 82,0, 5-й — 78,0, 6-й — 77,3% (пониженное содержание воды во 2-м листе объясняется начавшимся подсыханием). Такое, казалось бы, несоответствие между содержанием воды и ее транспирацией объясняется законом В. Р. Заненского (1904), согласно которому анатомическое строение листьев побега является функцией их удаления от корневой системы. С удалением листьев от корневой системы в них наблюдаются следующие анатомические изменения: в большей степени выражены длина сосудистых пучков, число устьиц и число волосков на единицу поверхности, толщина наружных оболочек клеток эпидермиса, развитие воскового налета, типичность развития палисадной паренхимы, степень развития механических тканей; в меньшей степени выражены размерность клеток эпидермиса и мезофилла, волосков, устьиц, извилистость боковых стенок клеток эпидермиса, типичность гребчатой паренхимы, степень развития междоустьиц. Такая морфоструктура листьев обуславливает адаптивную реакцию растения на временное обезвоживание, после которого живыми остаются лишь верхние листья, обладающие ксероморфной структурой.

водный баланс
При нормальных условиях
изменяется водный баланс
водным дефицитом по от
утром. В это время расход
дом и растение завядает.
дается в ночное время пр
почвы. В обратном случа
утром остаточный дефици
дообмена.

Под влиянием агроэко
вырабатывается различна
денному водному дефици
тения (подсолнечник, кар
фицит воды 22—28%,
мать-и-мачеха, чистотел)
тельными оказались боло
рые засыхали при дефи
личной степени растяж
ем клеток мезофилла у
плазмолизе сокращался
на 1—3%. Следовательно
оболочки клеток облада
храняющей тургорное
свойством слабо облада
тений и совсем не облада
Временное завядание
ется в атмосферную зас
относительной влажност
духа и интенсивной инс
ности почвы. Нарушени
только у листьев, и поз
обезвоживания с наступ
погоды организм восстан
ненно.
При почвенной засухе
всего растения. Пронсход
корневых волосков, вслед
ния нормального водного
дожда или полива расте
водообмен.
Потребность в
развития неоп

ВОДНЫЙ БАЛАНС РАСТЕНИЙ

При нормальных условиях в течение дня у растений изменяется водный баланс, определяемый полуденным водным дефицитом по отношению к содержанию воды утром. В это время расход воды преобладает над приходом и растение завядает. Восполнение дефицита наблюдается в ночное время при достаточном водоснабжении почвы. В обратном случае у растения обнаруживается утром остаточный дефицит, что говорит о нарушении водообмена.

Под влиянием агроэкологических условий у растений вырабатывается различная степень устойчивости к полуденному водному дефициту. Так, световыносливые растения (подсолнечник, картофель и др.) выдерживали дефицит воды 22—28%, а теневыносливые (недотрога, мать-и-мачеха, чистотел) — 13—15%. Наиболее чувствительными оказались болотные растения (частуха), которые засыхали при дефиците 7%. Это объясняется различной степенью растяжения клеточных оболочек. Объем клеток мезофилла у световыносливых растений при плазмолизе сокращался на 25—30%, а у тенелюбивых — на 1—3%. Следовательно, у световыносливых растений оболочки клеток обладают высокой эластичностью, сохраняющей тургорное давление при потере воды. Этим свойством слабо обладают клетки теневыносливых растений и совсем не обладают болотные растения.

Временное завядание растений чаще всего наблюдается в атмосферную засуху, характеризующуюся низкой относительной влажностью, высокой температурой воздуха и интенсивной инсоляцией при достаточной влажности почвы. Нарушение водного баланса наблюдается только у листьев, и поэтому при устранении фактора обезвоживания с наступлением ночи или при перемене погоды организм восстанавливает водообмен безболезненно.

При почвенной засухе водный баланс нарушается у всего растения. Происходит повреждение и отмирание корневых волосков, вследствие чего после восстановления нормального водного режима почвы в результате дождя или полива растение с трудом восстанавливает водообмен.

Потребность растений в воде в различные периоды их развития неодинакова. Особенно резко возрастает по-

требление воды растением в период формирования генеративных органов и цветения. Это свойство можно объяснить с позиций эволюционной теории. Как известно, наземные растения произошли от водных. У папоротника, ведущего наземный образ жизни, оплодотворение происходит в водной среде (в капле росы или дождя) на поверхности заростка, лежащего на влажной земле. Следовательно, у цветковых растений сохранилась эта особенность далеких предков, и во время формирования половых органов и оплодотворения они нуждаются в повышенном содержании воды.

Злаки в первый период своего развития обладают повышенной способностью к перенесению водного дефицита и восстановлению утраченных частей усиленным кушением. В период подготовки к цветению, в фазы цветения и оплодотворения обезвоживание нарушает нормальный ход физиолого-биохимических процессов: изменяется интенсивность роста и анатомическая структура растения, в сильной степени снижается урожай.

Бесперебойное снабжение растений водой и питательными веществами ведет к существенным изменениям в работе листа: наблюдается значительный прирост сухой массы и ассимиляционной поверхности, синтезируется максимальное количество органических веществ. Кроме того, корни весьма эффективно используют удобрения. Азотно-фосфорные удобрения улучшают азотный, фосфорный и углеводный обмены, повышают активность ферментов каталазы и пероксидазы, содержание аскорбиновой кислоты, и наблюдается анатомо-физиологическая перестройка злаков в сторону мезофильности. Приобретенные в онтогенезе физиолого-анатомические изменения еще более усиливаются в последующих поколениях, что приводит к постепенному нарастанию продуктивности растений, выращиваемых в условиях орошения.

Изменение водного баланса древесных растений несколько отличается от травянистых. Соотношение кутикулярной и устьичной транспирации обусловлено онтогенезом (Генкель и Крапивина, 1957). У молодых листьев дуба, березы, абрикоса и яблони кутикулярная транспирация составляет до 70% общей транспирации. С возрастом кутикулярная транспирация снижается до 10—15% в связи с образованием более мощной кутикулы и кутикулярных слоев. Пополнение водного дефицита стволов носит ритмичный характер. Максимум нагнетания воды

корнями у березы
ны — в осеннее. Вод
рева на опушке или
пирания наблюдае
ной, западной и во
северной опушке и
рации характерно д
жаркого климата, а
ясеневого и особен

ЛАБОРАТОР

Работа 1. Опре клеточно

Метод определения
концентрации наружно
начальные стадии пла
но равна концентра
В качестве веще
молитиков), берут с
ядовитые для клетк

Ход работы. Из
на 1 л воды) или са
по 10 мл раствора
0,6; 0,5; 0,4; 0,3; 0,2
го молярный раство
оттуда, например, 8
колбочку и прилива
твор. Для получения
ного раствора и 4 мл

Наливают в соло
личества каждого р
и закрывают стекля
ния от испарения. Ст
по убывающей конце
клеточным соком. Дл
циала можно исполь
мниума.

В каждый стакан
шей концентрации, д
30 мин срез иссле

корнями у березы отмечен в весеннее время, а у сосны — в осеннее. Водообмен зависит от расположения дерева на опушке или в массиве. Наиболее высокая транспирация наблюдалась у деревьев, находящихся на южной, западной и восточной опушках, наименьшая — на северной опушке и внутри массива. Снижение транспирации характерно для древесных пород засушливого и жаркого климата, а также для дуба, растущего среди ясеневых и особенно кленовых насаждений.

ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ

Работа 1. Определение осмотического потенциала клеточного сока методом плазмолиза

Метод определения основан на подборе такой концентрации наружного раствора, которая вызывает начальные стадии плазмолиза. Эта концентрация примерно равна концентрации клеточного сока объекта.

В качестве веществ, вызывающих плазмолиз (плазмолитиков), берут осмотически деятельные вещества, неядовитые для клетки (сахарозу, поваренную соль и др.).

Ход работы. Из одномолярного раствора NaCl (58,5 г на 1 л воды) или сахарозы (324 г на 1 л) готовят по 10 мл раствора следующих концентраций: 1,0; 0,8; 0,6; 0,5; 0,4; 0,3; 0,2; 0,1 грамм-молекулы в 1 л. Для этого молярный раствор NaCl наливают в бюретку, берут оттуда, например, 8 мл этого раствора в пробирку или колбочку и приливают 2 мл воды; получают 0,8 М раствор. Для получения 0,6 М раствора берут 6 мл исходного раствора и 4 мл воды и т. д.

Наливают в солонки или стаканчики одинаковые количества каждого раствора, тщательно перемешанного, и закрывают стеклянными пластинками для предохранения от испарения. Стаканчики с растворами ставят в ряд по убывающей концентрации. С помощью бритвы готовят срезы эпидермиса чешуи лука с окрашенным клеточным соком. Для определения осмотического потенциала можно использовать также листочки элодеи и мхамниума.

В каждый стаканчик с раствором, начиная с большей концентрации, погружают по 2 среза. По истечении 30 мин срез исследуют под микроскопом в капле того же раствора, определяют степень плазмолиза клеток и на-

ходят раствор, в котором наблюдается начальная стадия плазмолиза (цитоплазма едва начинает отставать от клеточной оболочки). Результаты наблюдений фиксируют в дневнике, отмечая сильный плазмолиз (сп), умеренный плазмолиз (п), начало плазмолиза (нп) и отсутствие его (о).

Изотоническая концентрация (одинаковый с осмотическим потенциал клеточного сока) лежит между концентрацией, при которой плазмолиз только начинается, и той, которая не вызывает плазмолиза.

Зная изотоническую концентрацию наружного раствора, вычисляют величину осмотического потенциала клеточного сока.

Осмотическое давление молярного раствора сахарозы равно 2,2 МПа, а NaCl — 3,3 МПа (так как часть молекул NaCl диссоциирует, то по отношению к сахарозе осмотическое давление его молярного раствора в 1,5 раза больше).

Пример расчета:

Для сахарозы:

1 моль — 2,2 МПа;

0,5 моля — x ;

$$x = \frac{2,2 \cdot 0,5}{1} = 1,10 \text{ МПа.}$$

Для NaCl

1 моль — 3,3 МПа;

0,5 моля — x ;

$$x = \frac{3,3 \cdot 0,5}{1} = 1,65 \text{ МПа.}$$

Материалы и оборудование. Лук красный или листочки элодеи, молярный раствор поваренной соли или сахара, бюретки, воронки, пробирки или колбочки, солонки или стаканчики, стекла предметные и покровные, часовые стекла или стеклянные пластинки, микроскоп, бритва.

Работа 2. Определение сосущей силы растительных тканей методом струек (по В. С. Шардакову)

Метод определения сосущей силы основан на изменении концентрации наружного раствора после пребывания в нем растительной ткани. При погружении ткани в раствор, осмотическое давление которого меньше сосущей силы ткани, она будет высасывать воду из раствора, и он станет более концентрированным. При погружении же ткани в раствор, имеющий осмотическое давле-

ние больше сосущей силы ткани, вода из клеток ткани будет переходить в раствор, который станет менее концентрированным. Известно, что плотность и показатель преломления раствора зависят от его концентрации. Используя эти свойства, можно сравнивать концентрации раствора до и после пребывания в нем растительной ткани. Раствор, концентрация которого не изменилась после пребывания в нем ткани, имеет осмотическое давление, равное по величине сосущей силе этой ткани.

Ход работы. В большие пробирки, установленные в верхнем ряду штатива, наливают по 10 мл раствора NaCl следующей концентрации: 1,0; 0,8; 0,6; 0,5; 0,4; 0,3; 0,2; 0,1 М (приготовление растворов см. в работе 1). В нижнем ряду штатива устанавливают такое же количество маленьких пустых пробирок. Затем из каждой пробирки берут по 1 мл раствора и переносят его в соответствующую маленькую пробирку нижнего ряда штатива. Все пробирки закрывают пробками.

Пробочным сверлом из клубня картофеля, свеклы или другого объекта вырезают цилиндрический столбик вдоль продольной оси. Столбик разрезают на кружки толщиной 2—3 мм и по 4 кружка помещают в каждую пробирку нижнего ряда. Пробирки периодически встряхивают. Через 30 мин кружочки вынимают пинцетом или препаровальной иглой, а растворы подкрашивают 1—2 кристалликами метиленовой сини, если они не окрашены.

Пипеткой с узким оттянутым концом набирают окрашенный раствор так, чтобы столбик жидкости был высотой 3—4 см. Затем конец пипетки погружают в соответствующий исходный раствор, находящийся в пробирках верхнего ряда, так, чтобы он находился на половине высоты столбика жидкости. Затем медленно и осторожно выпускают раствор из пипетки и наблюдают, куда пойдут струйки подкрашенной жидкости. Если струйки пойдут вниз, значит, раствор стал концентрированнее, если струйки пойдут вверх, то раствор стал более разбавленным. Наконец, если выпущенная из пипетки струйка осталась на месте в виде легкого облачка, то раствор не изменился — осмотическое давление наружного раствора равно сосущей силе ткани. Концентрация этого раствора и есть искомая величина сосущей силы. Сосущую силу рассчитывают таким же образом, как и в предыдущей работе.

Материалы и оборудование. Корнеплоды, молярный раствор NaCl, двухрядный штатив, пробирки объемом 15—20 и 4—5 мл по 8 штук, пробочные сверла, бюретки, стеклянные трубки с оттянутым капилляром диаметром 0,8 мм и длиной 3—4 см, метиленовая синь кристаллическая, пробки, пинцеты или препаровальные иглы, скальпель или бритва.

Работа 3. Проницаемость плазмалеммы для ионов K^+ и Ca^{2+} (колпачковый плазмолиз)

Ход работы. Приготавливают плоский срез с нижнего эпидермиса чешуи лука, содержащего антоциан. Срез погружают в молярный раствор KNO_3 , налитый в стеклянную чашечку, и закрывают крышечкой, чтобы не происходило испарения раствора и концентрация его не повышалась. Срез оставляют лежать в растворе $1/2$ —1 ч. После этого его рассматривают под микроскопом, обнаруживая в ряде клеток так называемый колпачковый плазмолиз. Это увеличение объема плазмы (колпачок) обуславливается разжижающим действием ионов K^+ , которые относительно легко проходят через плазмалемму в протопласт и гораздо медленнее проникают далее в вакуоль, так как тонопласт, граничащий с вакуолей, обладает для ионов K^+ гораздо меньшей проницаемостью, чем плазмалемма. Таким образом, плазмолиз в клетке наступает вследствие слабой проницаемости тонопласта, а колпачки плазмы образуются вследствие набухания ее от проникших через плазмалемму ионов K^+ в мезоплазму.

Если провести параллельный опыт с $Ca(NO_3)_2$, то колпачкового плазмолиза не будет, так как ион Ca^{2+} не вызывает набухания протопласта.

Материал и оборудование. Лук, эпидермис которого содержит антоциан, молярный раствор KNO_3 , предметные и покровные стекла, ланцет, бритва, препаровальная игла, микроскоп, стеклянные баночки с крышечками или часовые стекла для погружения срезов в растворы солей.

Работа 4. Определение интенсивности транспирации и относительной транспирации

Метод основан на определении потери воды растением путем взвешивания.

Ход работы. С растения срезают лист вместе с длинным черешком, который подрезают под водой примерно на 1 см. Черешок листа плотно заделывают в пробку из

негигроскопической ваты, которую с водой. Смонтировав снаружи совершенно сухую пробку не должна касаться шивают с точностью до 0,1 г. шивают маленький кристаллизатор помещают в банку с водой. После взвешивания дят повторное взвешивание кристаллизатора показыва транспираторное количество воды, испарившейся с поверхности. Отношение интенсивности транспирации Площадь кристаллизатора метр круга, по формуле находят следующим способом: квадрат площадью 100 см² этот квадрат кладут остро заточенным канцелярским ножом на взвешивают. Из полученной разности находят площадь листа: $S = \frac{100V}{A}$ (см²)
Расчет интенсивности транспирации:

где a — масса прибора до опыта; b — масса прибора после опыта; V — объем воды, испарившейся с листа (в см³).

Полученный результат умножают на 100, получая интенсивность транспирации в 100 см² листа. По этой же формуле находят относительную транспирацию, которая с помощью бесконечного ряда делений доводится до воздуха, транспирация которого принимается за 100%. Испарение со временем уменьшается, тем самым

негигроскопической ваты и вставляют в простую пробирку с водой. Смонтированный приборчик должен быть снаружи совершенно сухим, плотно закрытым (ватная пробка не должна касаться жидкости). Приборчик взвешивают с точностью до второго знака. После этого взвешивают маленький кристаллизатор, в который налита вода. После взвешивания приборчик с листом и кристаллизатор помещают ближе к свету. Через 1—2 ч проводят повторное взвешивание. Убыль в массе прибора и кристаллизатора показывает, какое количество воды транспирировалось листом и испарилось со свободной водной поверхности. Отнеся эту убыль в массе к единице испаряющей поверхности, рассчитывают соответственно интенсивность транспирации и интенсивность испарения. Площадь кристаллизатора легко определить, зная диаметр круга, по формуле $S = \pi R^2$. Площадь листа определяют следующим способом: из простой бумаги вырезают квадрат площадью 100 см² и взвешивают его. Затем на этот квадрат кладут опытный лист, обводят его контур остро заточенным карандашом, вырезают его и тоже взвешивают. Из полученных данных составляют пропорцию и находят площадь листа.

Если квадрат бумаги 100 см² весит A г, а контур листа неизвестной площади B г, то искомая площадь листа: $S = \frac{100B}{A}$ (см²).

Расчет интенсивности транспирации ведут по формуле:

$$T = \frac{100(a - b)}{Sv},$$

где a — масса прибора с листом до опыта; b — масса прибора с листом после опыта; v — продолжительность опыта (в с); S — площадь листа (в см²).

Полученный результат показывает величину испарения 100 см² листа за 1 ч.

По этой же формуле рассчитывают интенсивность испарения со свободной водной поверхности.

Отношение интенсивности транспирации к интенсивности испарения определяет относительную транспирацию, которая с повышением сухости воздуха понижается до бесконечно малой величины. При большой сухости воздуха транспирация листа практически прекращается, а испарение со свободной водной поверхности увеличивается, тем самым наглядно проявляется процесс само-

регуляции у живого организма. Насыщение воздуха водяным паром также останавливает процесс транспирации и растение осуществляет водообмен через гидатоды, расположенные на кончиках и зубчиках листьев (гуттация).

Материалы и оборудование. Листья или ветки какого-либо растения, весы технические или роговые (на 100 г), разновесы, ножницы, кристаллизаторы или солонки, пробирки, вата (негигроскопическая), линейка.

Контрольные вопросы

1. Как физико-химические свойства воды обуславливают жизнедеятельность организма?
2. В чем суть поглощения и передвижения воды растением?
3. От чего зависит изменение выделения парообразной и капельно-жидкой воды у растения?
4. В какой зависимости находится водный баланс растения от его онтогенеза и условий среды?

РАЗД

УСВОЕНИЕ УГЛЕРОДА

ВОЗНИКНОВЕНИЕ

Фотосинтез — основной процесс образования органических соединений, в котором углекислый газ и вода превращаются в органические вещества с помощью энергии солнечного света. Фотосинтез происходит в зеленых частях растений, в которых содержится хлорофилл.

Жизнь возникла на Земле в результате биогенного образования органических веществ. Первые живые существа появились в гидротермальных источниках, где существовала высокая температура и давление. Эти организмы были анаэробными и использовали серу вместо кислорода. Постепенно они перешли к фотосинтезу, который позволил им использовать солнечную энергию для производства органических веществ.

Способность фотосинтезировать появилась у растений в результате эволюции. Растения смогли захватывать углекислый газ из атмосферы и использовать его для производства органических веществ. Это позволило им расти и размножаться, что привело к появлению современной флоры.

РАЗДЕЛ ТРЕТИЙ

УСВОЕНИЕ УГЛЕРОДА И ЭНЕРГИИ СВЕТА

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА

Фотосинтез — основной источник образования органических соединений, единственный источник свободного кислорода на Земле, трансформатор световой энергии Солнца. Необычайная сложность процесса фотосинтеза, состоящего из нескольких фотохимических реакций и большого количества ферментативных процессов, обусловлена постепенным развитием и совершенствованием фотосинтеза в процессе эволюции организмов.

Жизнь возникла на Земле в результате эволюции абиогенно образованных органических веществ, которые, постепенно усложняясь, превратились в коллоидальные структуры. От постоянного взаимодействия с окружающей средой из коацерватов возникли первые живые существа. Они были гетеротрофами и нуждались в готовых органических соединениях для построения своего тела, а энергию черпали из окислительно-восстановительных реакций. В процессе естественного отбора и адаптации к новым условиям жизни возникли автотрофные организмы, для которых CO_2 является единственным источником углерода, и они могут жить на минеральной среде, не нуждаясь в органических веществах.

Способность фототрофных организмов использовать в своем обмене солнечную энергию неразрывно связана с появлением у них соответствующей пигментной системы, состоящей из порфиринов и их металлопроизводных. Металлопроизводные порфирина — железопорфирины, соединяясь с белком, превращались в ферменты, обладающие по сравнению с неорганическими катализаторами значительно большей активностью и специфичностью действия. Однако железосодержащие порфирины недостаточно использовали солнечную энергию, и в организ-

мах появились магнийпорфириновые комплексы, обладающие высокой фотохимической активностью. Организмы приобрели способность к адсорбции и превращению энергии колебаний видимого участка электромагнитного спектра в потенциальную химическую энергию органических веществ. В качестве водородсодержащих веществ при фотохимическом восстановлении CO_2 они использовали сероводород, молекулярный водород и др. Аналогичный процесс протекает у современных пурпурных и зеленых серобактерий, которые восстанавливают CO_2 на свету без выделения кислорода. Пигментная система у них состоит из бактериохлорофилла и бактериовиридина, отличающихся от хлорофилла высших растений большей степенью восстановленности.

Основное усложнение фотосинтеза состояло в приобретении дополнительных ферментативных систем типа пероксидазы и каталазы, которые устраняют окисленные фотопродукты путем выделения свободного кислорода. С появлением фотосинтеза высших растений вода становится донором водорода. Использование воды возможно благодаря вспомогательной фотохимической реакции (фотолиз воды), при которой электроны воды увеличивают свой потенциал до потенциала доноров водорода при бактериальном фотосинтезе, а затем используются во второй фотохимической реакции (фотофосфорилирование), общей для растений и бактерий.

ЗНАЧЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА ДЛЯ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Зеленые растения относятся к автотрофным организмам, создающим в процессе фотосинтеза необходимые для жизни органические вещества из минеральных соединений углерода, азота, серы, фосфора и других элементов. В процессе фотосинтеза растения усваивают углерод из внешней среды для создания органических веществ, составляющих 95% сухой массы урожая, и запасают в них энергию, которая в дальнейшем используется как движущая сила всех жизненных процессов не только у зеленых растений, но и у всех представителей животного мира. Растение — целостный организм, в котором функции питания (листовое и корневое) ни в какой степени не заменяются и не исключаются. В большинстве случаев условия минерального питания и водоснабжения ока-

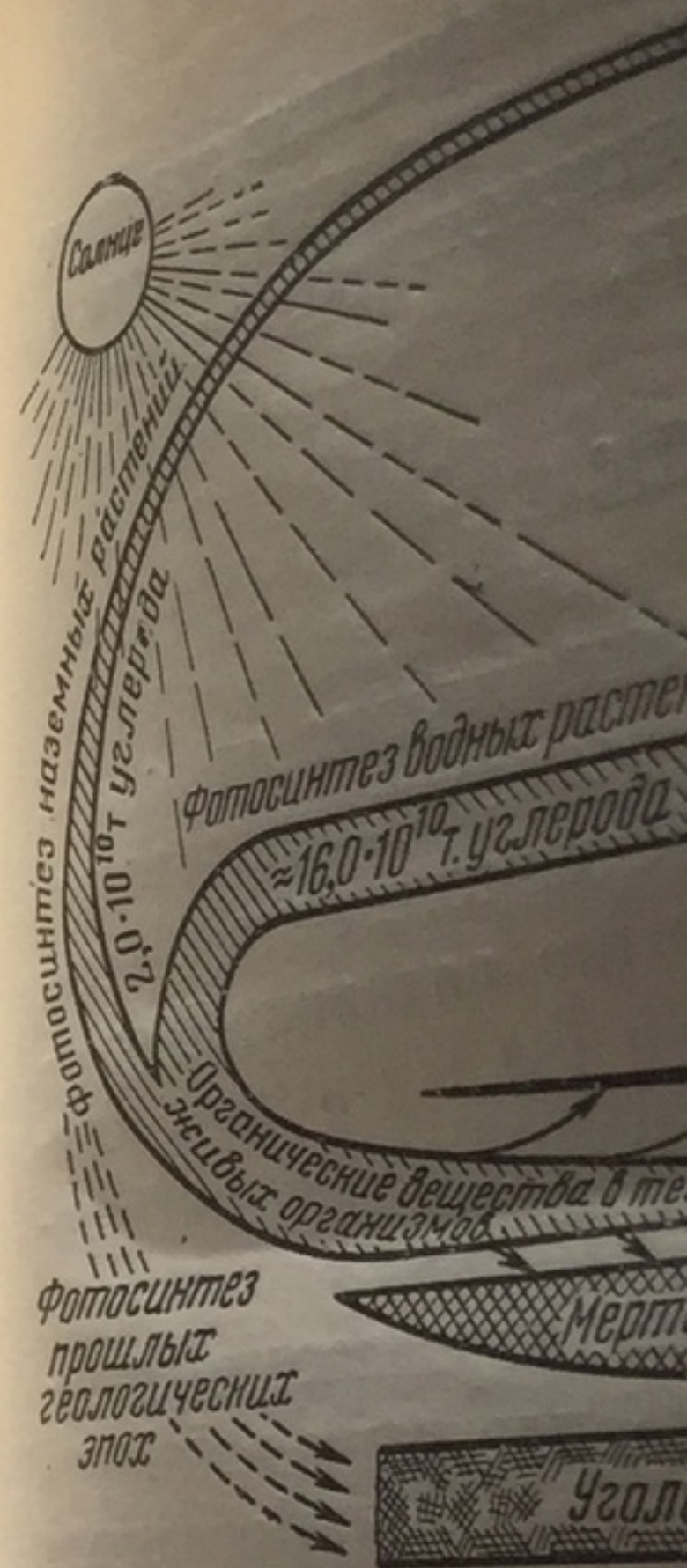


Рис. 3. Круг

зываются в минимум
почвы, поливов, внесе
ным и доступным сре
ние урожая через под
ния — фотосинтеза.
Человек

Человек появился
представителей гетеро-
жизнь целиком зависи-
лучает пищу только от
виде плодов, клубнепл-
вотных в виде мяса, м-
Ведущее значение
ста суточ-

[illegible]

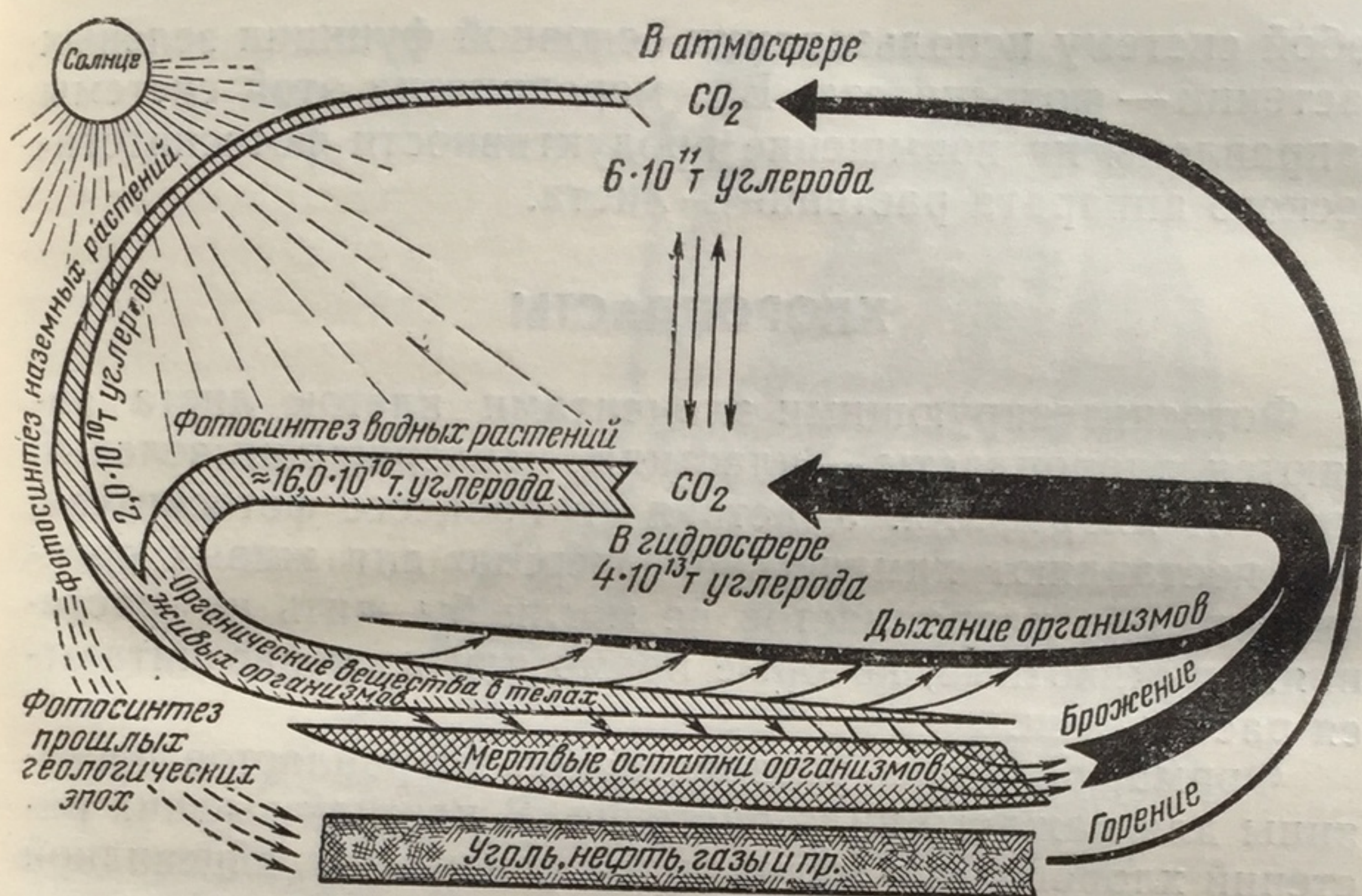


Рис. 3. Круговорот углерода в природе.

зываются в минимуме; их изменение за счет обработки почвы, поливов, внесения удобрения является эффективным и доступным средством воздействия на формирование урожая через поддержание основной функции растения — фотосинтеза.

Человек появился на Земле в числе более поздних представителей гетеротрофных организмов, поэтому его жизнь целиком зависит от фотосинтеза растений: он получает пищу только от растений либо непосредственно в виде плодов, клубнеплодов, корнеплодов, либо через животных в виде мяса, молока, яиц.

Ведущее значение фотосинтеза может характеризоваться следующими данными. В период интенсивного роста суточные приросты сухой массы составляют в среднем 150 кг, а в лучших случаях — 500 кг на 1 га. При этом корни усваивают в виде ионов 2 кг азота, 0,5 кг фосфора, 4 кг калия и 4 кг других элементов. За это же время листья усваивают 1000 кг CO_2 . При среднем урожае корней сахарной свеклы 300 ц с 1 га растения за вегетационный период усваивают 150 кг азота, 30 кг фосфора, 160 кг калия и 4200 кг углерода, что соответствует поглощению 20 т CO_2 . В урожае аккумулируется 167,2 ГДж энергии. Это необходимо иметь в виду при обосновании целей и задач земледелия, которое представляет

собой систему использования основной функции зеленых растений — фотосинтеза. Все мероприятия этой системы направлены на повышение продуктивности фотосинтетического аппарата растения — листа.

ХЛОРОПЛАСТЫ

Фотосинтезирующими элементами клеток листа являются хлоропласты — пластиды, содержащие зеленый пигмент *хлорофилл*. Участвуя в процессе фотосинтеза, они поставляют химическую энергию для живых организмов. Без хлоропластов не могли бы жить ни растения, ни животные, которые прямо или косвенно питаются растениями.

Форма, размер и распределение хлоропластов постоянны для каждого вида растения. В клетках высших растений хлоропласты могут быть сферической, яйцевидной или дисковидной формы. У водорослей хлоропласты имеют вид сети, спиральной ленты или звездчатой пластины.

Размер хлоропластов у высших растений 4—6 мкм, а у водорослей он равен размеру организма. В основном размер хлоропластов обуславливается световым режимом среды обитания растения. У световыносливых растений они значительно мельче, чем у теневыносливых. Распределение хлоропластов по цитоплазме равномерное, но бывают скопления у ядра и клеточных оболочек в зависимости от положения поверхности листа относительно направления солнечного луча.

Количество хлоропластов, так же как и их форма, постоянно для видов растений. У высших растений, если количество хлоропластов мало, то оно увеличивается за счет деления каждого хлоропласта пополам путем образования перетяжки в середине его. Процесс деления одного хлоропласта происходит за 8 дней. У водорослей имеется только один хлоропласт.

От других органоидов клетки хлоропласты отличаются высокой устойчивостью к изменениям активности молекул внутриклеточной воды и действию фиксаторов. Они являются активными восстанавливающими агентами, обладают высокой плотностью, способностью к превращению в зернистую структуру.

Хлоропласты содержат в составе сухой массы белков 35—55%, в основном в виде липопротеидов, и липидов



Рис. 4. Хлоропласт кукурузы
1 — оболочка хлоропласта

20—30%, в виде жиров и их компонентов: холина, серина. Углеводы: фосфатов сахаров: триоза 9%, в основном хлорофилл *b*. Каротиноидов (75%), остальное каротины, в хлоропластах. Кроме того, в хлоропластах окислительно-восстановительные процессы. Хлоропласты обладают способностью к делению и др.



Рис. 4. Хлоропласт кукурузы (электронный микроскоп):
1 — оболочка хлоропласта; 2 — строма; 3 — грана; 4 — капля
липидов; 5 — ламелла.

20—30%, в виде жиров, восков, фосфатидов, стерин и их компонентов: холина, инозита, глицерина, этаноламина, серина. Углеводы представлены в виде крахмала и фосфатов сахаров: триоз, тетроз, пентоз, гексоз и гептоз. Количество их сильно варьирует. Содержание хлорофилла 9%, в основном хлорофилл *a* (75%), остальное хлорофилл *b*. Каротиноидов 4,5%, в основном ксантофилл (75%), остальное каротин. РНК 2—4% и ДНК 0,5%. Кроме того, в хлоропластах имеются витамины К и Е, цитохромы, металлы (железо, медь, марганец, цинк), окислительно-восстановительные ферменты, гидролазы и др.

Хлоропласты обладают гетерогенной структурой, состоящей из гран и матрикса. Граны — уплощенные тель-

ца, имеющие форму пластинок или дисков, положенных друг на друга в виде плотных столбиков, перпендикулярных к поверхности хлоропласта. Размер гран варьирует от 0,3 до 1,7 мкм. Граны соединяются друг с другом посредством мембран или трубочек. В хлоропласте может быть 40—60 гран среднего размера. Граны погружены в менее плотный белковый матрикс. У водорослей граны отсутствуют. В гранах находится хлорофилл в виде мономолекулярного слоя.

Хлорофилл — пигмент зеленого цвета, присущий клеткам только зеленых растений. Он необходим для ассимиляции углекислого газа листом на свету в процессе фотосинтеза.

В растениях обнаружены различные хлорофиллы, которые обозначаются малыми буквами латинского алфавита *a, b, c, d*. Хлорофилл *b* отличается от хлорофилла *a* тем, что в его структуре одна метильная группировка заменена альдегидной. Остальные представлены смесью хлорофиллов.

Значительные успехи, достигнутые биохимиками в области выделения, очистки, установления структуры и изучения биохимических реакций пигментов листа были сделаны благодаря гениальному по своей простоте методу хроматографического адсорбционного анализа, разработанному в 1903 г. русским ученым М. С. Цветом. Принцип этого метода был положен в основу новых методов хроматографии: распределительной хроматографии на бумаге, тонкослойной и газовой. Свойства хлорофилла в настоящее время изучены весьма подробно благодаря блестящим работам М. В. Ненцкого, К. А. Ти-миряева, М. С. Цвета, Р. Вильштеттера и Г. Фишера. Хлорофилл представляет собой сложный эфир двухосновной хлорофиллиновой кислоты и двух спиртов: метилового и высокомолекулярного неопредельного спирта фитола, который придает хлорофиллу липидные свойства, проявляющиеся в его растворимости в жировых растворителях и наличии воскоподобной консистенции. Гидрофильные свойства обусловлены наличием ковалентных связей между магнием и азотом, а также циклопентанового кольца. Следовательно, молекула хлорофилла с длиной поперечного сечения 22,5 нм обладает одновременно гидрофильными и гидрофобными свойствами, что дает ей возможность прочно соединяться с белком и липидом. Следует подчеркнуть, что В. Н. Любименко

(1921) был первым, установившим о связи хлорофилла с белком. По его мнению, хлорофилл связан с белком, а ковалентные связи между магнием и азотом способствуют поглощению хлорофилла и повышают его химическую устойчивость. Хлорофилл *a* представляет собой общий для всех фотосинтезирующих растений пигмент, который поглощает только хлорофилл непосредственно для фотосинтеза, а другие пигменты поглощают свет и передают энергию хлорофиллу.

Кроме хлорофилла в хлоропластах присутствуют каротиноиды в небольших количествах (массы).

Каротиноиды широко распространены в животном мире и микробном мире. Они способны к образованию соединений, с другими веществами, с растворителями, с другими веществами. Эта цепь соединений, в центре которой находится хлорофилл, обуславливает их способность поглощать свет и передавать энергию хлорофиллу. Каротиноиды делятся на каротины (*α, β, γ*-каротины) и ксантофилы (*C₄₀H₅₆O₂* и зеаксантин).

Поглощая коротковолновую роль экранную роль радиации.

ХАРАКТЕРИСТИКА
Лучистая энергия, поглощаясь хлорофиллом, вызывает возбуждение электронов в результате чего они переходят в возбужденное состояние.

(1921) был первым ученым, высказавшим предположение о связи хлорофилла с белком и назвавшим его зеленым белком. По данным химического анализа, натуральный хлорофилл содержит 63% белка, 21% липоидов, 8% пигментов и 2% других веществ. Дополнительные связи между магнием и азотом обуславливают связь с белком, а ковалентные — зеленую окраску и поглощение красных лучей. Наличие двойных связей обеспечивает поглощение хлорофиллом сине-фиолетовых лучей и повышает его химическую активность. Таким образом, хлорофилл *a* представляет собой единственный пигмент, общий для всех фотосинтезирующих организмов. Поэтому только хлорофилл *a* способен быть донором энергии непосредственно для фотосинтетической реакции, а все другие пигменты передают ему поглощенную энергию.

Кроме хлорофиллов, в клетках листа содержатся каротиноиды в небольшом количестве (0,07—0,2% сухой массы).

Каротиноиды широко распространены также в животном мире и микроорганизмах. Они представляют собой соединения, растворимые в жирах и органических растворителях, с длинной цепью сопряженных двойных связей. Эта цепь состоит из восьми остатков изопрена, причем в центре ее две метильные группы находятся в относительных положениях 1,6, тогда как в остальных случаях в положениях 1,5. Ненасыщенность молекул обуславливает их окраску (красную, оранжевую, желтую) и высокую химическую активность. Каротиноиды делятся на каротины общего состава $C_{40}H_{56}$ (ликопин, α , β , γ -каротин) и кислородсодержащие производные ксантофилы $C_{40}H_{56}O_2$ (лютеин, виолаксантин, неоксантин и зеаксантин).

Поглощая коротковолновые лучи, каротиноиды исполняют роль экрана, защищающего хлорофилл от витаминной радиации.

ХАРАКТЕРИСТИКА СВЕТА

Лучистая энергия, необходимая для растения, представляет собой энергию электромагнитных колебаний, возникающих в результате колебательных движений электронов возбужденных атомов и молекул. Согласно современным представлениям, лучистая энергия излучается и распространяется не непрерывно, а в виде отдель-

ных неделимых порций — квантов, или фотонов, величина которых определяется длиной волны или частотой:

$$E = h\nu = \frac{hc}{\lambda},$$

где h — постоянная Планка, равная $6,55 \cdot 10^{-37}$ эрг·с; ν — частота; c — скорость, равная 300 000 км/с; λ — длина волны.

Согласно закону Эйнштейна, интенсивность фотохимических процессов зависит не от абсолютного поглощения энергии безотносительно к ее квантовой природе, а от числа поглощенных квантов определенной величины. При одном и том же поглощении энергии количество поглощенных квантов возрастает вместе с длиной волны.

Спектр солнечного света по отношению к физиологической характеристике ограничивается длинами волн от <300 до >6000 нм. Фотосинтетически активная радиация (ФАР), поглощаемая пигментами листа и обеспечивающая нормальный рост и развитие растений, находится в пределах 300—750 нм.

Короткие ультрафиолетовые лучи с длиной волны ≤ 300 нм губительны для всех живых организмов Земли. Это витацидная радиация. Ультрафиолетовые лучи с длиной волны 300—400 нм, поглощаемые на 99%, выполняют формативную роль, предотвращая чрезмерное вытягивание растений. Под действием этой радиации у растений изменяется химический состав, повышается содержание белков, витаминов.

Сине-фиолетовые лучи с длиной волны 400—500 нм, поглощаемые хлорофиллом, каротиноидами, ферментами и другими компонентами клетки, в большинстве случаев задерживают переход растения к цветению, благоприятствуют синтезу белков и влияют на химический состав растений.

— Зеленые лучи с длиной волны 500—600 нм, поглощаемые на 75%, обладают минимальной активностью, физиолого-биохимические процессы сильно заторможены, и выращивание растений нерационально из-за большого расхода лучистой энергии.

Оранжево-красные лучи с длиной волны 600—700 нм обладают максимальной активностью и поглощаются только хлорофиллом на 95%. В этих лучах с максимальной скоростью совершается фотосинтез, образование листьев, формирование корнеплодов, луковиц, стеблевых утолщений, переход растения к цветению, фотопериоди-

ческий процесс и др. При этом наблюдается максимальный урожай.

Инфракрасные лучи с длиной волны 700—1000 нм не поглощаются или поглощаются очень мало (15%) пигментами и тканями растений. Физиологического значения они практически не имеют, и поэтому их излучение называют абиотической радиацией.

Далекие инфракрасные лучи с длиной волны 1000—6000 нм, поглощаемые на 90% в основном водой, пигментами, цитоплазмой, определяют тепловой режим тканей растения. Они влияют на скорость и направление физиолого-биохимических процессов в соответствии с температурой окружающей среды. При низких температурах воздуха ($< 20^{\circ}\text{C}$) они согревают ткани, а при высоких температурах ($> 30^{\circ}\text{C}$) они отрицательно влияют на обмен веществ.

Видимую солнечную радиацию с длиной волны 400—720 нм растения поглощают неодинаково: мезофиты на 78%, ксерофиты на 86%, суккуленты на 88%, а растения, окрашенные антоцианами, на 92%.

В общем можно сказать, что поглощение видимой радиации растения возрастает с уменьшением широты местности, с увеличением прозрачности атмосферы, с высотой над уровнем моря, с онтогенезом и преимущественно у древесных.

Для нормального фотосинтеза, кроме воды и световой энергии, необходим углекислый газ, которого в атмосфере в среднем 0,03%. Максимальное количество его в почвенном воздухе до 0,5%, он поступает туда в результате разложения органических остатков. За счет градиента активности молекул углекислый газ накапливается на поверхности почвы, откуда конвекционными воздушными потоками поднимается вверх в атмосферу. В связи с тем что углекислый газ имеет большую плотность, чем воздух, он опускается в пониженные места на поверхности Земли. Поэтому минимальное его количество (0,006%) отмечено высоко в горах.

Для поглощения углекислого газа растения имеют огромную поверхность клеток паренхимы листьев, исчисляемую гектарами. Пропуская через листья воздух, растение буквально вылавливает молекулы углекислого газа.

Чтобы синтезировать 4 кг глюкозы, растение поглощает 3 м³ углекислого газа из 10 000 м³ воздуха, с кото-

рым необходимо соприкоснуться каждой фотосинтезирующей клетке листьев. Подсчитано, что каждые 200 лет весь атмосферный углекислый газ пропускается через растения и весь атмосферный кислород обновляется растениями каждые 2000 лет. Без растений в атмосфере не осталось бы кислорода и жизнь на Земле была бы практически невозможна.

ОСОБЕННОСТИ ФОТОХИМИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ

Под действием света протекают многие реакции, различающиеся по форме взаимодействия, области явлений, своему значению, но все они объединяются в одну группу фотохимических реакций. На их основе осуществляется и процесс фотосинтеза. Фотосинтез весьма сложный процесс, в котором поглощенная лучистая энергия переходит в химическую энергию сложных органических молекул. Эстонский ученый Ф. И. Гротгус в 1817 г. охарактеризовал химически активным лишь тот свет, который поглощается реагирующей средой. Спустя 58 лет, К. А. Тимирязев установил прямую зависимость между количеством продукта, полученного при данной фотохимической реакции, и количеством поглощенной световой энергии. Фотохимическое действие света заключается в возбуждении атомов или молекул реагирующего вещества от поглощения световых квантов, или фотонов. Соотношение между поглощенной энергией и количеством прореагировавшего вещества выражается законом фотохимической эквивалентности: *каждая молекула, реагирующая под действием света, поглощает один световой квант, или фотон. Энергия кванта находится в обратной зависимости от длины волны света.*

Световой квант, поглощаемый молекулой хлорофилла, может переноситься несколько раз от одной молекулы пигмента к другой (близлежащей), пока не выделится в виде флуоресценции, или рассеется в виде тепла, или используется в фотохимической реакции. Явление флуоресценции зеленых пигментов листа проявляется в темнокрасной окраске их растворов в отраженном свете.

Различают два типа передачи энергии от одной молекулы к другой: гомогенный и гетерогенный. Гомогенная передача осуществляется между идентичными молекулами многократно. В фотосинтезе такая передача возможна между молекулами хлорофилла *a*. Передача

энергии идет в сторону тех соединений, сдвинут в сторону красного излучения максимум сдвинут в длинноволновую сторону. Для хлорофилла *b* максимум между 645 и 650 нм, а для каротиноидов, хлорофилла *a* и я. Следовательно, хлорофилл *a* является наиболее способным собирать энергию в окончательном превращении в химическую.

Гетерогенный перенос энергии сенсибилизированной флуоресценции, поглощенный одним пигментом, передается другому пигменту. Открыто Дуттоном (1943) в фотодиатомовых водорослях. Квант каротиноидом фукоксантолом, хлорофилла *a* с таким же приростом, как при поглощении света самим хлорофиллом *a*. Передача энергии между хлорофиллом *a* и фукоксантолом и каротиноидами зеленых водорослей, эффективно поглощающими свет, абсорбированными фукоксантолом, фикобилином в красных водорослях и хлорофиллом *b* в зеленых водорослях к хлорофиллу *a*.

В зеленых растениях основной перенос энергии внутри группы хлорофиллов осуществляется посредством связанной с акцептором электронного возбуждения, который электрон передается на хлорофилл, оставляя на хлорофилле положительный заряд. Хиноны (пластохиноны) являются хинонами (пластохиноном), причем окисленная кислота, при чем фотовозбуждение хлорофилла приводит к образованию пластохинона, а последующий процесс сопровождается высвобождением энергии в пространстве только благодаря пространственной ориентации молекул.

оснуется каждой фотосинтезу. Подсчитано, что каждые 200 лет. Без растений в атмосфере и жизнь на Земле была бы невозможна.

ХИМИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ

Происходят многие реакции, происходящие в области явления фотосинтеза. На их основе осуществляется фотосинтез весьма сложная лучистая энергия переносится в сложные органические молекулы. Гротгус в 1817 г. обнаружил, что лишь тот свет, который находится в видимой области спектра, имеет зависимость между длиной волны и количеством поглощенной световой энергии. Это явление света заключается в том, что реагирующее вещество поглощает световую энергию и количество энергии, поглощенной молекулой, реагирующей с молекулой, находится в обратной зависимости от длины волны.

Молекулой хлорофилла, поглощая свет, она отдает энергию от одной молекулы, пока не выделится в виде тепла, или в виде света. Явление флуоресценции проявляется в темном пространстве. Гомогенизированные идентичными молекулами такая передача энергии от хлорофилла *a*. Передача

энергии идет в сторону тех соединений, у которых спектр поглощения сдвинут в сторону длинных волн. В полосе красного излучения максимум поглощения хлорофилла *a* сдвинут в длинноволновую сторону между 670 и 680 нм. Для хлорофилла *b* максимум поглощения находится между 645 и 650 нм, а для каротиноидов — около 480 нм. Следовательно, хлорофилл *a* является тем соединением, которое способно собирать энергию от других светопоглощающих соединений, и только хлорофилл *a* принимает участие в окончательном превращении лучистой энергии в химическую.

Гетерогенный перенос энергии наблюдается в случае сенсibilизированной флуоресценции, когда квант света, поглощенный одним пигментом, излучается в виде флуоресценции другого пигмента. Это явление впервые открыто Дуттоном (1943) в фотосинтезирующих клетках диатомовых водорослей. Квант света, поглощенный каротиноидом фукоксантолом, вызывал флуоресценцию хлорофилла *a* с таким же примерно выходом энергии, как при поглощении света самим хлорофиллом. Такая передача энергии между хлорофиллом *b* и *a* близка к 100%, между фукоксантолом и хлорофиллом *a* — к 70%, а между каротиноидами зеленых водорослей и хлорофиллом *a* — к 40—50% поглощенной энергии. Следовательно, эффективное содействие фотосинтезу квантами света, поглощенными фукоксантолом в бурых водорослях, фикобилином в красных и сине-зеленых водорослях и хлорофиллом *b* в зеленых растениях, происходит вследствие высокоэффективного переноса энергии их возбуждения к хлорофиллу *a*.

В зеленых растениях основное значение имеет перенос энергии внутри группы хлорофиллов. Если молекула непосредственно связана с акцептором, возникает разделение электронного возбуждения на заряды, в результате которого электрон передается акцептору, а положительный заряд остается на хлорофилле. Акцепторами электронов являются хиноны (пластохиноны), НАДФ, тиаминлиповая кислота, причем хлорофилл остается в окисленном состоянии, а акцептор — в восстановленном. Фотовозбуждение хлорофилла в комплексе хлорофилл—цитохром приводит, наоборот, к переносу электрона от гема к хлорофиллу, и последний восстанавливается. Этот процесс сопровождается высоким выходом энергии не только благодаря пространственной близости обоих ком-

понентов в пластидах, но и их общему структурному сходству. Сосредоточение гем протеидов в водно-белковой фазе и хинонов в липоидной фазе хлоропластов способствует пространственному разделению восстановленных и окисленных веществ по обе стороны пигментного слоя или фотосинтетической единицы. Фотосинтетическая единица — это система из нескольких сотен молекул хлорофилла *a*, собирающих энергию световых квантов и передающих ее фотохимическому активному центру, в котором происходит первичное разделение окислительно-восстановительного потенциала и перенос электронов на две фотохимические системы. Эти системы, взаимодействуя друг с другом, участвуют в ассимиляции углекислого газа и выделении кислорода с использованием восьми квантов света.

ФОТОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕЗА

Первой фотохимической реакцией фотосинтеза является *фотолиз воды* — диссоциация воды на ионы H^+ и OH^- . Анионы, отдавая электроны цитохрому, превращаются в радикалы, из которых формируются вода и молекулярный кислород. Цитохром (Цх) передает электрон хлорофиллу (Хл), который, восстанавливаясь, теряет положительный заряд. При этом энергия электрона используется для образования фосфатной связи с АДФ с превращением последней в АТФ. Образование кислорода на свету из воды нашло подтверждение в реакции Р. Хилла (1939), который обнаружил в суспензии изолированных хлоропластов с добавлением акцептора водородного выделения углекислого газа. Образовавшиеся при фотолизе воды протоны водорода восстанавливают НАДФ, который вместе с АТФ используется при ассимиляции углекислого газа (рис. 5).

Второй фотохимической реакцией является *циклическое фотосинтетическое фосфорилирование*, расшифрованное Д. Арноном (1958). Свет, попадая на молекулу хлорофилла, переводит один электрон в возбужденное состояние, повышая его энергию настолько, что он испускается молекулой. Молекула хлорофилла, потерявшая электрон, становится электронным акцептором с положительным зарядом. Если электрон возвратится к ней, то произойдет выделение световой энергии в виде

флуоресценции. Если же он присоединится к молекуле витамина или флавиномонуклеотида (ФМН), то он вернется к хлорофиллу через ряд последовательных этапов с потерей своей энергии. Электрон от витамина К или ФМН переходит к цитохрому, а затем к хлорофиллу; при этом в результате переноса энергии с участием фосфорилирующей ферментной системы образуются две макроэргические фосфорилированные примитивным процессом, возникающая атмосфера не содержит бедна. При помощи этого ганизмы трансформировали свою энергию АТФ в анаэробическую фотосинтетическую реакцию фотосинтетического фосфорилирования от аниона фотолитизе, к цитохрому, а затем фотолитизе. При таком переносе электрона используется фосфорилирование для образования АТФ. Поглощение фотонов хлорофилла по перекачке электронов приводит затем к повышению энергии НАДФ до НАДФ⁺ фосфорилирование, возникшее НАДФ основывалось вначале на некоторых ныне живущих протонов при фотосинтетическом фосфорилировании или янтарной кислоты в растении расширилась в атмосфере кислородом возможность дальнейшей

флуоресценции. Если же он присоединится к молекуле витамина или флавиномононуклеотида (ФМН), то он вернется к хлорофиллу через ряд последовательных этапов с потерей своей энергии. Электрон от витамина К или ФМН переходит к цитохрому, а затем к хлорофиллу; при этом в результате переноса энергии с участием фосфорилирующей ферментной системы образуются две макроэргические фосфатные связи. Циклическое фотофосфорилирование можно считать наиболее примитивным процессом, возникшим раньше других, когда земная атмосфера не содержала кислорода или была им бедна. При помощи этого процесса примитивные организмы трансформировали световую энергию в химическую энергию АТФ в анаэробных условиях.

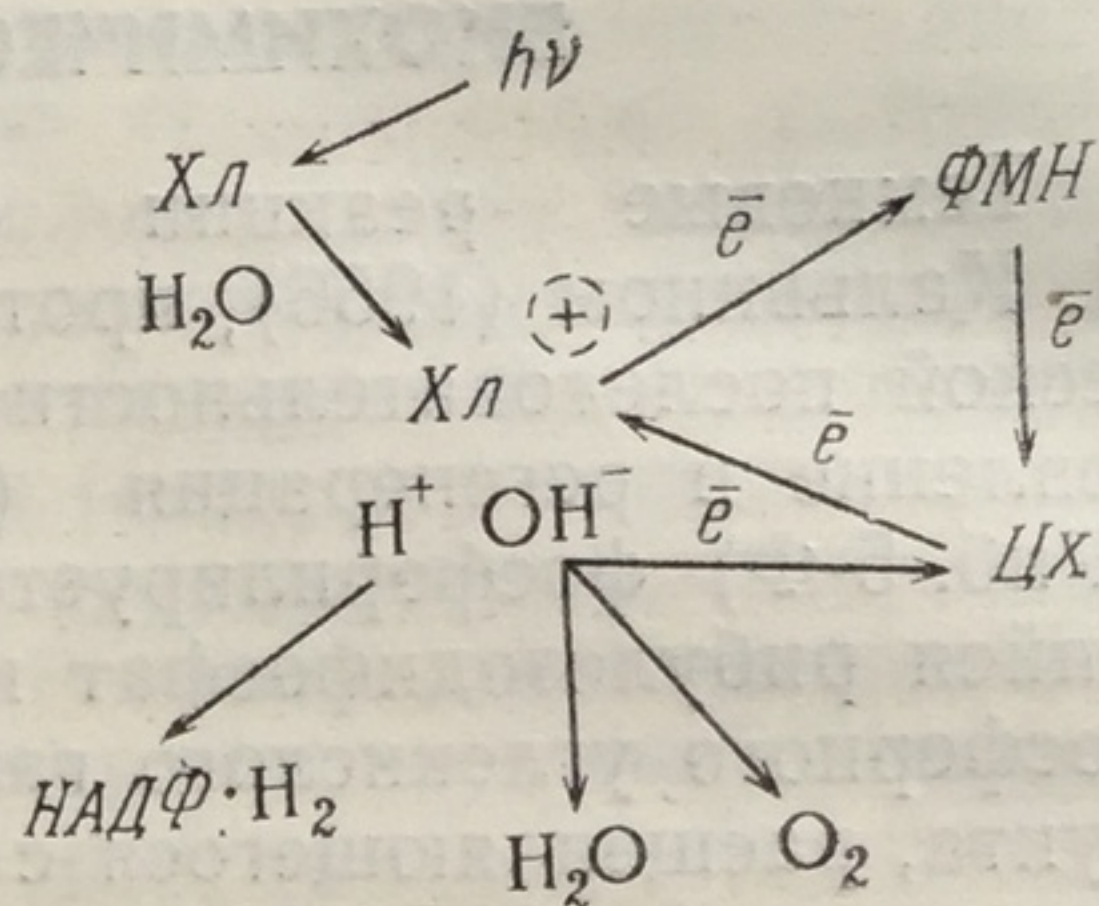


Рис. 5. Фотохимизм фотосинтеза.

Третьей фотохимической реакцией является *нециклическое фотофосфорилирование*. Начинается реакция переносом электрона от аниона воды, образующегося при фотолизе, к цитохрому, а затем к окисленному хлорофиллу. При таком переносе электронов, как и при циклическом фотофосфорилировании, освобождающаяся энергия используется фосфорилирующей ферментной системой для образования АТФ.

Поглощение фотонов хлорофиллом, действующим как насос по перекачке электронов от воды к акцепторам, приводит затем к повышению энергии электрона до уровня, достаточного для захвата одного протона и восстановления НАДФ до НАДФ·Н₂. Нециклическое фотофосфорилирование, возникшее у примитивных организмов, основывалось вначале на том, что восстановление НАДФ осуществлялось протоном, как это наблюдается у некоторых ныне живущих бактерий. Затем появилась способность использовать в качестве донаторов электронов при фотофосфорилировании молекулы воды вместо тиосульфата или янтарной кислоты. Выбрав эту систему, зеленые растения расширили свой ареал и стали выделять в атмосферу кислород, обеспечивая тем самым возможность дальнейшей эволюции живых организмов.

БИОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ

Темновые реакции фотосинтеза, установленные М. Кальвином (1956), протекают в определенной циклической последовательности: карбоксилирование, восстановление и регенерация (рис. 6). Рибулозо-5-фосфат (Риб.-5-Ф) фосфорилируется за счет АТФ. Образовавшийся рибулозодифосфат карбоксилируется за счет атмосферного углекислого газа до шестиуглеродного продукта, расщепляющегося с присоединением воды на две молекулы фосfogлицериновой кислоты (ФГК), которая затем восстанавливается НАДФ·Н₂ в присутствии АТФ до фосfogлицеринового альдегида (ФГА) — трехуглеродного сахара триозы. В результате изомеризации ФГА образуется фосфодиоксиацетон (ФДА). Конденсация двух таких триоз дает молекулу гексозы, которая может включаться в молекулу крахмала. Из гексофосфата и молекул триоз через ряд промежуточных реакций образуются пентозы, в частности рибулозофосфат, который снова может присоединить молекулу углекислого газа. Такой тип фотосинтеза называется С₃, так как первичным продуктом является трехуглеродное вещество, из которого синтезируется глюкоза. У кукурузы, подсолнечника, сахарного тростника наблюдается фотосинтез типа С₄, когда первичным продуктом является четырехуглеродное вещество. Фосфоэнолпировиноградная кислота (ФЭПВК), карбоксилируясь атмосферным

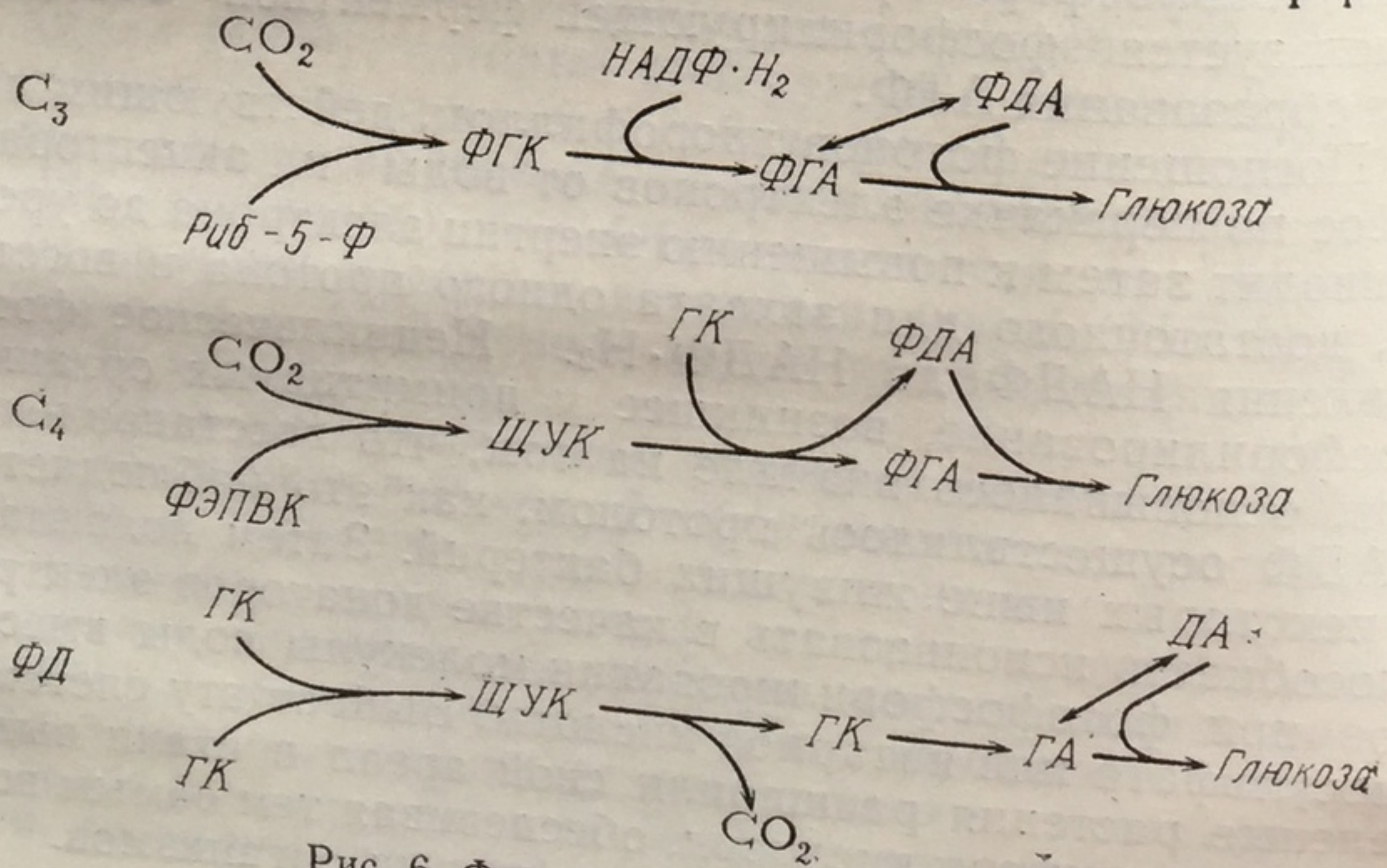


Рис. 6. Фотосинтез и фотодыхание.

[illegible]

ЭНЕРГООБМ

Живой клетке внутренней
низация, Клетка способна
ченность своей хрупкой ст
ному потреблению энергии
энергии прекращается, сло
дается и она переходит в
организации состояние. К
клетки, поступающая энер
ние разнообразных механ
ческих и осмотических пр
деятельностью организма
вой клетке подчиняется
в двух формах: полезной
физическом изменении на
ванию энергии, к уменьше
возрастанию энтропии

углекислым газом, превращается в щавелевоуксусную кислоту (ЩУК), содержащую четыре атома углерода. Соединяясь с гликолевой кислотой (ГК), содержащей два атома углерода (C_2) или пентозой (C_5), щавелевоуксусная кислота расщепляется на триозы, глицериновый альдегид (ГА) и диоксиацетон (ДА), из которых образуется глюкоза. Отмечено, что при фотосинтезе глюкозы выделяется углекислый газ. Это явление называется *фотодыханием* (ФД). Две молекулы гликолевой кислоты окисляются в глиоксилат, который при декарбоксилировании превращается в глицерат, а затем в глюкозу. Таким образом, количество и состав основных продуктов фотосинтеза зависят от физиологического состояния растения и окружающей среды. В большинстве случаев преобладающая часть ассимилированного углекислого газа обнаруживается в виде углеводов (сахарозы и крахмала). При обильном азотном питании углерод переходит в аминокислоты и белки. При низком парциальном давлении углекислого газа основным продуктом фотосинтеза является гликолевая кислота.

Следовательно, фотосинтез — превращение световой энергии в химическую энергию органических веществ, образующихся из углекислого газа и воды с помощью хлорофилла — зеленого пигмента растительной клетки.

ЭНЕРГООБМЕН РАСТЕНИЙ

Живой клетке внутренне присуща неустойчивая организация. Клетка способна сохранять сложную упорядоченность своей хрупкой структуры благодаря непрерывному потреблению энергии, как только поступление энергии прекращается, сложная структура клетки распадается и она переходит в неупорядоченное и лишенное организации состояние. Кроме поддержания целостности клетки, поступающая энергия обеспечивает осуществление разнообразных механических, электрических, химических и осмотических процессов, связанных с жизнедеятельностью организма. Превращение энергии в живой клетке подчиняется законам термодинамики. Согласно ее второму закону, энергия может существовать в двух формах: полезной и рассеиваемой. При любом физическом изменении наблюдается тенденция к рассеиванию энергии, к уменьшению количества полезной энергии, к возрастанию энтропии — степени разупорядочен-

ности системы. Поэтому живая клетка нуждается в постоянном притоке свободной (полезной) энергии. Эту энергию клетка получает за счет освобождения энергии химических связей органических веществ, за счет запасаения световой энергии в химических связях органических веществ. Первый тип использования энергии характеризует гетеротрофные клетки, а второй — автотрофные.

Гетеротрофные клетки получают энергию при окислении углеводов, белков, жиров других клеток в процессе дыхания за счет молекулярного кислорода атмосферы. Используют эту энергию для выполнения своих биологических функций, выделяя при этом в атмосферу углекислый газ в качестве конечного продукта.

Автотрофные клетки — клетки зеленых растений. В процессе фотосинтеза они связывают солнечную энергию, которую затем используют для своих нужд. Кроме того, при помощи солнечной энергии они добывают углерод из атмосферного углекислого газа и используют его для построения органических веществ. Из глюкозы автотрофные и гетеротрофные клетки создают более сложные молекулы веществ, входящие в их состав.

Таким образом, все живые организмы в конечном счете получают энергию от Солнца, причем растительные клетки получают ее непосредственно, а животные — косвенным путем.

Для понимания фотосинтеза как важнейшего источника энергии для всего живого большое значение имеют количественные данные о превращении энергии в этом процессе. При ассимиляции 1 моля углекислого газа до углевода требуется суммарно 479 446 Дж/моль. На разложение одной молекулы воды в фотолизе расходуется два кванта красного света или около 250 000 Дж/моль, из которых собственно на разложение тратится около 230 000 Дж/моль, остальная часть флуоресцирует и рассеивается. АТФ в фотосинтезе затрачивается на восстановление молекул фосfogлицериновой кислоты. Восстановление осуществляется с помощью фермента дегидрогеназы с получением для каждой молекулы фосfogлицериновой кислоты с помощью фосfogлицерокиназы — богатой энергией фосфата из АТФ. Энергии АТФ вполне достаточно, чтобы восстановить карбоксильную группу в альдегид посредством НАДФ·Н₂. Кроме того, еще один фосфат используется из АТФ для образования

рибулозодифосфата. В
лого газа приходится т
НАДФ·Н₂. Учитывая
углекислого газа, равн
та по 179740 Дж/мо
можно рассчитать эфф
47
8

В целом полезный
не менее при использо
щади можно получить
ной свеклы. Огромны
его общая продуктивн
превышают все произ
ществ в человеческом

ВНЕШНИЕ У

Фотосинтез не я
регулируется растен
логические функции
фотосинтеза как физ
выяснить зависимость
ренних факторов и
других процессов жи

Свет — основное
синтеза, который на
ности световой энер
заря). При увеличе
ного солнечного ос
чивается, затем на
250 000 эрг/см²·с на
теза. У большинства
товое насыщение л
При освещении ра
хлорофилл благод
тенсивные в это вр
защищает хлоропл
сеянным светом х
процент, чем слаб
зывает на приспособ
хлорофилла, кото
нечной энергии д
избытка.

рибулозодифосфата. Всего на восстановление углекислого газа приходится три молекулы АТФ и две молекулы НАДФ·Н₂. Учитывая расход энергии на ассимиляцию углекислого газа, равную восьми квантам красного света по 179740 Дж/моль, и запасание энергии в углеводе, можно рассчитать эффективность фотосинтеза:

$$\frac{479\,446 \cdot 100}{8 \cdot 179\,740} = 33\%.$$

В целом полезный эффект не превышает 25%, и тем не менее при использовании 2% излучения на 1 м² площади можно получить 4,3 кг сахара при культуре сахарной свеклы. Огромные масштабы фотосинтеза в природе, его общая продуктивность в настоящее время в сотни раз превышают все производство энергии и питательных веществ в человеческом обществе.

ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ И ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез не является автономным процессом, он регулируется растением, и сам влияет на другие физиологические функции растения. Поэтому для понимания фотосинтеза как физиологического процесса необходимо выяснить зависимость его от различных внешних и внутренних факторов и изучить взаимосвязь фотосинтеза и других процессов жизнедеятельности растений.

Свет — основное условие для осуществления фотосинтеза, который начинается при минимальной интенсивности световой энергии (керосиновая лампа, вечерняя заря). При увеличении интенсивности света до $\frac{1}{3}$ полного солнечного освещения скорость фотосинтеза увеличивается, затем начинает отставать, и при освещении 250 000 эрг/см²·с наступает световое насыщение фотосинтеза. У большинства сельскохозяйственных культур световое насыщение лежит в области 85—220 000 эрг/см²·с. При освещении растения лучами полуденного солнца хлорофилл благодаря зеленой окраске пропускает интенсивные в это время желто-зеленые лучи и тем самым защищает хлоропласт от перегрева. При освещении рассеянным светом хлорофилл поглощает тем больший его процент, чем слабее освещение. Такая зависимость указывает на приспособительный характер зеленой окраски хлорофилла, который выполняет роль поглотителя солнечной энергии для фотосинтеза, избегая поглощения ее избытка.

В природных условиях фотосинтетическая деятельность растений совершается при меняющемся освещении. Растения открытых мест получают высокую напряженность света. Растения загущенных насаждений, растущие под пологом леса, в ущельях и пещерах, в глубине водоемов получают свет очень слабой интенсивности. Поэтому в зависимости от условий произрастания растения приспособились к различной интенсивности света, и нарушение светового режима отрицательно сказывается на жизни организма.

Зависимость скорости фотосинтеза от количества углекислого газа, температуры и воды, так же как и зависимость от действия света, выражается логарифмической кривой. Для углекислого газа кривая ограничена концентрациями 0,006—1,5%, для температуры амплитуда более широкая — от минус 15°С до 85°С (для термофилов 90°С) с оптимумом 25—30°С. Величина водного дефицита колеблется в пределах 5—60%. Приспособленность ассимилирующих органов наземных растений к различным условиям водного режима объясняет существование групп растений, по-разному реагирующих на обезвоживание: ксерофитов, мезофитов и гигрофитов.

Минеральное питание, как и фотосинтез, является составной частью единого процесса питания растений. Важнейшие элементы минерального питания — азот, фосфор, сера и магний — являются строительным материалом для фотосинтетического аппарата; другие элементы — железо, калий, хлор, медь, натрий и т. д., не входящие в состав хлоропластов, влияют на накопление хлорофилла, а следовательно, и на фотосинтез. Азот, являясь составной частью белка и хлорофилла, усиливает синтез этих соединений, обеспечивает синтез органических кислот и аминокислот. Калий, рубидий и цезий, изменяя коллоидное состояние цитоплазмы, регулируют интенсивность фотосинтеза, накопление хлорофилла, углеводов и белков. Фосфор входит в состав фосфорилированных соединений, принимая участие в ассимиляции углекислого газа, регенерации пентозофосфатов и накоплении химической энергии в фосфатных связях АТФ. При недостатке магния, железа, цинка и меди сильно снижается ассимиляция углекислого газа и проявляется болезнь растений — хлороз. Избыток натрия и хлора тормозит фотосинтез и снижает урожай.

В нормальных условиях растения находят оптимальные условия для фотосинтеза. В неблагоприятных условиях фотосинтез снижается. В нормальных условиях фотосинтез растений умеренных широт достигает максимума на 1 га (при нормальных условиях) в течение вегетационного периода. В неблагоприятных условиях фотосинтез растений снижается. В нормальных условиях фотосинтез растений умеренных широт достигает максимума на 1 га (при нормальных условиях) в течение вегетационного периода. В неблагоприятных условиях фотосинтез растений снижается.

ФОТОСИНТЕЗ И УРОЖАЙ

В нормальных условиях размеры хозяйственных урожаев находятся в тесной связи и зависимости от биологических урожаев, которые представляют собой сумму суточных приростов сухой общей биомассы на 1 га посева в течение вегетационного периода. Обычно размеры суточных приростов сухой массы урожая варьируют от нуля (в начале и конце вегетационного периода или при неблагоприятных условиях) до 150—300 и даже 500 кг на 1 га (при наибольшем развитии листьев и в благоприятные для фотосинтеза периоды вегетации). В посевах, находящихся в различных условиях, площадь листьев может нарастать с разной быстротой. Благодаря различной длине вегетационных периодов у разных растений период работы листьев тоже различный. Приблизительно различия посевов в этом отношении можно условно характеризовать понятием «*фотосинтетический потенциал посева*», выражающимся в суммировании величин площади листьев (в м^2) на 1 га за сутки в течение вегетационного периода. Этот показатель варьирует у растений умеренной зоны в пределах от 50 до 500 м^2 на 1 м^2 . Важное значение в формировании урожая имеет продуктивность фотосинтетической работы 1 м^2 площади листьев. Она может варьировать от 4 до 6 г углекислого газа в 1 ч при хороших условиях и снижаться до долей грамма при плохих. Обычно интенсивность фотосинтетической работы листьев характеризуется показателем чистой продуктивности фотосинтеза, слагающегося из количества общей сухой биомассы, образованной растением в течение суток в расчете на 1 м^2 листовой поверхности. Этот показатель в течение вегетационного периода варьирует от 0 и даже отрицательных величин до 15—18 г на 1 м^2 за сутки.

Формирование урожая — процесс не только количественный, но и качественный. В нем все время изменяется питание, соотношение между различными его видами, использование веществ, образуемых в процессе питания, на рост. Сначала преобладает рост вегетативных органов, а затем запасующих и репродуктивных. При интенсивном общем росте и при большой массе биологического урожая можно получить и очень высокие, и низкие, и даже ничтожные хозяйственные урожаи. Поэтому важно, чтобы в соответствующие периоды роста

распределение образуемых и накапливаемых питательных веществ и ассимилятов было наиболее благоприятным для формирования не только общего биологического, но и хозяйственного урожая. Для этого необходимо все агротехнические мероприятия (внесение удобрений, полив, обработки) направить на поддержание оптимальных условий, обеспечивающих:

- 1) наилучший ход роста фотосинтетического аппарата — площади листьев;
- 2) наибольшее время активной работы листьев в течение каждых суток вегетационного периода;
- 3) наиболее высокую интенсивность фотосинтеза и сумм дневного усвоения углекислого газа;
- 4) высокую чистую продуктивность фотосинтеза и высокую величину суточных приростов сухого вещества;
- 5) наиболее высокую величину коэффициента хозяйственной эффективности фотосинтеза, выражающегося в отношении массы хозяйственной части урожая к массе биологического урожая.

ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ

Работа 5. Получение спиртовой вытяжки пигментов листа и их разделение

Ход работы. Для получения пигментов листа можно использовать сухой и сырой материал. Примерно 1 г сухих листьев крапивы растирают в фарфоровой ступке. Растертую массу заливают 10—15 мл этилового спирта, перемешивают и фильтруют в пробирку через маленький сухой бумажный фильтр. Если вытяжку готовят из свежих листьев, берут их 3—4 г, мелко нарезают ножницами и растирают в фарфоровой ступке с небольшим количеством спирта. Затем к растертой массе прибавляют еще немного спирта, вновь растирают и фильтруют.

Полученная спиртовая вытяжка должна быть темно-зеленого цвета. Она представляет собой смесь пигментов — хлорофилла *a* ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$), хлорофилла *b* ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$), каротина ($C_{40}H_{56}$) и ксантофилла ($C_{40}H_{56}O_2$) — и в проходящем свете имеет ярко-зеленую окраску. Если за пробирку поместить черную бумагу или какой-нибудь черный предмет и рассматривать вытяжку в отраженном свете, то она будет красного цвета. Следовательно, хлорофилл обладает способностью к флуорес-

ценции, т. е. поглощения измененной длиной волны.

Разделение пигментов различной растворимости. В чистую пробирку налейте воду. Пробирку налейте 2—3 мин постоять. Верхний слой пигмента и каротина ксантофилл.

Омыление хлорофилла. При реакции со щелочными спиртами. Хлорофилл, взаимодействуя с карбоновой кислотой, способен омыляться. Натром образуется кислоты:

В пробирку, где по Краусу, вносят Пробирку встряхивают. Изменение в окраске становится желтым. Это происходит потому, что он растворяется в пробирке он опускается.

Материал и оборудование. Растения, 96% спирта, фарфоровая ступка, фарфоровая бумага, нож.

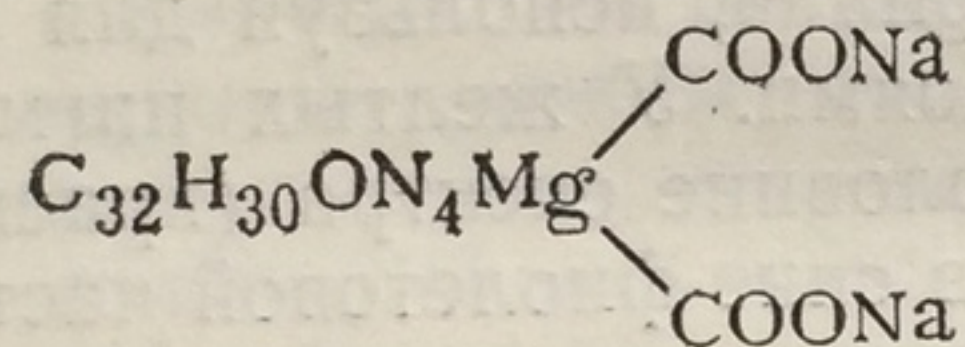
Работа 6

Для изучения спектров используют спектроскоп, красный, зеленый, синий, фиолетовый, пропускающий свет через призму спектра.

ценции, т. е. поглощая энергию света, он излучает ее с измененной длиной волны.

Разделение пигментов по методу Крауса основано на различной растворимости пигментов в спирте и бензине. В чистую пробирку отливают 2—3 мл спиртовой вытяжки, прибавляют немного больше бензина и 2—3 капли воды. Пробирку несколько раз сильно встряхивают и дают 2—3 мин постоять. При этом происходит разделение слоев: верхний слой (бензиновый) содержит оба зеленых пигмента и каротин, а нижний слой (спиртовой) — хлорофилл.

Омыление хлорофилла — это способность его при реакции со щелочью давать соответствующие соли и спирты. Хлорофилл представляет собой сложный эфир дикарбоновой кислоты — хлорфиллина, а все эфиры способны омыляться. При омылении хлорофилла едким натром образуется натриевая соль хлорофиллиновой кислоты:



В пробирку, где проводилось разделение пигментов по Краусу, вносят небольшой кусочек NaOH или KOH. Пробирку встряхивают и отмечают, что происходит изменение в окраске слоев. Верхний (бензиновый) слой становится желтым, а нижний (спиртовой) — зеленым. Это происходит потому, что омыленный хлорофилл лучше растворяется в спирте, чем в бензине, поэтому в пробирке он опускается вниз, а наверху остается каротин.

Материал и оборудование. Свежие или сухие листья какого-либо растения, 96%-ный этиловый спирт, бензин; едкое кали или едкий натр, ступка фарфоровая, пробирки в штативе, воронка, фильтровальная бумага, ножницы, пипетка.

Работа 6. Спектр поглощения пигментов

Для изучения оптических свойств пигментов используют спектроскоп. Солнечный луч, проходя через призму спектроскопа, разлагается на красный, оранжевый, желтый, зеленый, голубой, синий и фиолетовый цвета. При пропускании белого света через раствор хлорофилла и призму спектроскопа отдельные участки спектра окажут-

ся поглощенными, и на их месте будут видны черные полосы; другие участки спектра останутся без изменения.

Ход работы. Спектроскоп закрепляют на штативе, направляют его щель на источник света (дневной или электрический), рассматривают и зарисовывают контурный спектр. Затем между спектроскопом и источником света помещают пробирку с вытяжкой хлорофилла и рассматривают полученный спектр. Наиболее интенсивное поглощение будет в красных и сине-фиолетовых лучах. Ширина полос поглощения зависит от концентрации хлорофилла: чем она меньше, тем слабее поглощение. Для того чтобы убедиться в этом, разбавляют первоначальную вытяжку пигментов спиртом и вновь смотрят в спектроскоп. Рассматривают и зарисовывают спектры поглощения концентрированного и разбавленного хлорофилла.

После этого рассматривают спектры поглощения каротина и ксантофилла, используя для этого пробирки с разделенными слоями. У желтых пигментов нет поглощения в левой половине спектра (красные лучи) и имеется поглощение в сине-фиолетовой части спектра.

Работа 7. Получение феофитина и восстановление металлоорганической связи в молекуле хлорофилла

Ход работы. В чистую пробирку отливают 1—2 мл спиртовой вытяжки хлорофилла и добавляют 1—2 капли концентрированной соляной кислоты. При взбалтывании вытяжка становится бурой. Это происходит вследствие того, что водород кислоты вытесняет из молекулы хлорофилла магний, а сам становится на его место; образуется феофитин, который имеет бурую окраску. К побуревшей вытяжке прибавляют несколько кристалликов уксуснокислой меди и осторожно нагревают. При этом водород феофитина замещается медью и восстанавливается зеленая окраска пигмента.

Следовательно, зеленый цвет хлорофилла обусловлен наличием в его молекуле металлоорганической связи.

Материалы и оборудование. Свежие или сухие листья какого-либо растения, 96%-ный этиловый спирт, бензин, едкое кали или едкий натр, соляная кислота (концентрированная), уксуснокислая медь или цинк, спектроскоп, ступка фарфоровая, пробирки в штативе, воронки, спиртовка, фильтровальная бумага, ножницы, пипетка.

Для того чтобы на свету, необходим в листьях. Для этого на 2—3 дня. В темноте уже имеющийся крахмал, вращаясь в растворе ганы растений, частично хания.

Ход работы. Срезанного в темноте опускают черешком варительно подрезав сывание). На пластинке укрепляют не тонкого картона с него и нижнего экрана. Крепления экрана на 1 ч на яркий свет.

С целью создания фотосинтеза повысить влажность воздуха на чашку с влажным колпаком и мрамора или соды.

По окончании срезают контрольные листья, и оба листа помещают в темноте. После этого листья вынимают из колбочки и кипятят в кипящей воде. После этого листья не обесцвечиваются (для размягчения листьев). Листья расправляют на доске в иодистом растворе. Листья освещены, обесцвечиваются, крахмала (синяя окраска). Листья окрашены в синий цвет. Таким образом, крахмал образуется в листьях.

Работа 8. Образование крахмала на свету в листьях растений (проба Сакса)

Для того чтобы убедиться в образовании крахмала на свету, необходимо удалить крахмал, уже имеющийся в листьях. Для этого зеленое растение ставят в темноту на 2—3 дня. В темноте крахмал вновь не образуется, а уже имеющийся крахмал частью оттекает из листа (превращаясь в растворимые формы углеводов) в другие органы растений, частью же потребляется в процессе дыхания.

Ход работы. Срезают лист предварительно выдержанного в темноте и обескрахмаленного растения и опускают черешком в стаканчик с водой (черешок предварительно подрезают под водой, чтобы лучше шло всасывание). На пластинку листа с верхней и нижней сторон укрепляют непрозрачный экран из темной бумаги, тонкого картона с вырезанным рисунком. Рисунки верхнего и нижнего экранов должны совпадать. После прикрепления экрана к листу скрепками лист выставляют на 1 ч на яркий солнечный или электрический свет.

С целью создания более благоприятных условий для фотосинтеза повышают содержание углекислого газа и влажность воздуха. Для этого лист покрывают стеклянным колпаком и под него ставят чашечку с кусочком мрамора или содой, облитыми разбавленной серной кислотой, и чашку с водой.

По окончании опыта экран снимают с листа, затем срезают контрольный лист с растения, находящегося в темноте, и оба листа помещают на 1 мин в кипящую воду. После этого листья переносят в колбочку с небольшим количеством спирта и ставят на кипящую водяную баню. Кипячение следует продолжать до тех пор, пока листья не обесцветятся. Затем пинцетом листья вынимают из колбочки и опускают в кипящую воду на 1 мин (для размягчения тканей). Пластинку листа тщательно расправляют на белой тарелке и заливают раствором иода в иодистом калии. На участках листа, которые были освещены, обнаруживается обильное образование крахмала (синяя или черная окраска), затененные части листа окрашены в желтый цвет. Контрольный лист полностью окрашен в желтый цвет.

Таким образом, мы убеждаемся в том, что днем в листьях образуется крахмал, а не водорастворимые уг-

леводы. Крахмал как осмотически недействительное вещество не увеличивает и без того большой водный дефицит и не нарушает обмен веществ. Все это благоприятно сказывается на жизнедеятельности листьев и всего растения. Ночью при уменьшении водного дефицита увеличивается гидролиз крахмала до глюкозы и последняя оттекает по клеткам флоэмы к другим органам растения.

Материалы и оборудование. Растение, выдержанное в темноте (в лабораторных условиях зимой — герань, летом — подсолнечник, топиамбур, яблоня), спирт, раствор иода в иодистом калии, 5%-ная серная кислота, мрамор или сода, спиртовка, белая тарелочка, колбочка, чашечки, стеклянный колпак, водяная баня, ножницы, пинцет, плотный картон или черная бумага, скрепки.

Контрольные вопросы

1. Какова роль фотосинтеза зеленых растений?
2. Почему хлоропласты ответственны за фотосинтез?
3. В чем физиологическая особенность ФАР?
4. Какие превращения веществ и энергии наблюдаются в фотохимических реакциях?
5. Чем отличается фотосинтез типа C_3 от C_4 ?
6. Можно ли с помощью фотосинтеза регулировать урожай сельскохозяйственных культур?

Интенсивность
ной системы обу
логическими гру
ния у бактерий и
ной меристемы
грибов, дрожже
венное окислен
том — глюкозо
фермент отсутст
ется с предвари
рые растения о
восстановитель
большинства ор
обертки почат
При этом терм
дабельный фер
и оксидазы. У
нов этого расте
надлежит цито
в 20 раз слабе
нием флавопр
оксидазы. Фла
мхов. Масличн
дазой, богаты
дазой.

Процесс дь
экологических
товыносливых
невыносливых
свойственна т
женных

РАЗДЕЛ ЧЕТВЕРТЫЙ

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

ДЫХАНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Интенсивность дыхания и характер его окислительной системы обуславливаются систематическими и экологическими группами. Наивысшая интенсивность дыхания у бактерий и грибов, а также у клеток образовательной меристемы корней высших растений. У бактерий, грибов, дрожжей, водорослей обнаружено непосредственное окисление глюкозы флавопротеиновым ферментом — глюкозооксидазой. У высших растений этот фермент отсутствует, поэтому окисление глюкозы начинается с предварительного ее фосфорилирования. Некоторые растения обладают особенностями окислительно-восстановительных процессов, не обнаруживаемыми у большинства организмов. У ароидных при раскрытии обертки початка значительно повышается температура. При этом терминальной оксидазой является аутооксидабельный фермент, совмещающий функции редуктазы и оксидазы. У него агоном служит ФАД. У других органов этого растения дыхание обычное и главная роль принадлежит цитохромоксидазе. У семян женьшеня дыхание в 20 раз слабее, чем у пшеницы. Это объясняется наличием флавопротеиновых ферментов и действием пероксидазы. Флавопротеиновая оксидаза найдена также у мхов. Масличные растения характеризуются липооксидазой, богаты дубильным веществом — полифенолоксидазой.

Процесс дыхания находится в тесной зависимости от экологических условий произрастания растения. У световыносливых растений дыхание интенсивнее, чем у теневыносливых. Повышенная интенсивность дыхания свойственна также арктическим растениям, особенно при пониженных температурах. Помимо способности под-

держивать нормальный ход дыхания, они обладают повышенной метаболической активностью в связи с осуществлением всего цикла развития за короткий период вегетации. Аналогами их являются высокогорные растения, которые адаптировались к пониженному парциальному давлению кислорода. Эта особенность отмечается и у животных высокогорных районов. У них резко увеличено количество крови в организме и содержание эритроцитов. Пониженная интенсивность дыхания свойственна суккулентам из-за массивных тканей, поверхность которых, покрытая толстым слоем кутикулы, мало проницаема для газов.

В пределах растения интенсивность дыхания различна не только среди органов, но и среди клеток одного органа. Как правило, высокая интенсивность дыхания у тканей, находящихся в состоянии энергичного деления или выполняющих активные физиологические функции. Дыхание проводящей системы листовых черешков сахарной свеклы в 5 раз интенсивнее, чем дыхание окружающей паренхимы. Аналогичная закономерность наблюдается у клеток покровных и внутренних тканей одного органа, например плода (яблока, арбуза, груши и др.).

Структура тканей и их биохимическая активность подвержены сильным возрастным изменениям, которые отражаются на степени дыхательного процесса. Интенсивность дыхания сухих семян очень слабая, но после намачивания резко активизируется, что связано с обра-зованием в зоне роста новых меристематических клеток. Через несколько дней после прорастания дыхание до-стигает максимума, а затем снижается вследствие ста-рения цитоплазмы образовавшихся клеток и уменьше-ния относительного значения меристематических клеток. У многих видов растений обнаружено повышенное ды-хание у стареющих листьев (ржи, сорго, овса) ввиду начинающегося отмирания клеток и несбалансированно-го окисления субстратов дыхания, приводящего к вре-менному усилению поглощения кислорода и выделения углекислого газа. В период цветения растение дышит интенсивно, особенно его репродуктивные органы (ты-чинки, пестик). При созревании активной спелости, сопровож-дается, особенно в конце полной спелости, сопровож-даемой высыханием зерна. Снижение дыхания продол-жается и в период послеуборочного дозревания, связан-

ного одновременного прорастания зерна

только в онтоге-
хание у листьев с
ночь минимальное
тического приспособ
них условий. Изме
только количества
В молодых тканях
томат) преобладае
глюкозы, а у стар
Ведущая роль в а
да при проростан
затем по мере ро
теиновым оксидаза
место вновь высту
зом, изменения в
течение онтогенеза
стями обмена вещ
генетического разв

ДЫХАНИЕ

Дыхание являе
все процессы жиз
белковый, углевод
нии субстрата дых
промежуточных со
ходными вещества
фосфоглицеринов
лении глюкозы, м
синтеза глицерина
виноградная кисл
глицеринового ал
лирования, соедин
Ко-А, который
материалом при
аминирования при
ным веществом д
аланин, фенилала
пировиноградная
зующийся при апс

ного одновременно с повышением всхожести и энергии прорастания зерна.

Ритмичность дыхания растений наблюдается не только в онтогенезе, но и в течение суток. В полдень дыхание у листьев сахарной свеклы максимальное, в полночь минимальное. Это является результатом филогенетического приспособления к закономерной смене внешних условий. Изменение дыхания в онтогенезе носит не только количественный, но и качественный характер. В молодых тканях (пшеница, клеверина, подсолнечник, томат) преобладает гликолитический путь окисления глюкозы, а у стареющих — гексозомонофосфатный путь. Ведущая роль в активировании молекулярного кислорода при прорастании принадлежит цитохромоксидазе, а затем по мере роста проростка переходит к флавопротеиновым оксидазам. При образовании семян на первое место вновь выступают цитохромоксидазы. Таким образом, изменения в интенсивности и характере дыхания в течение онтогенеза растения тесно связаны с особенностями обмена веществ растения в зависимости от филогенетического развития и экологической группы.

ДЫХАНИЕ — ОСНОВА ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Дыхание является как бы фокусом, объединяющим все процессы жизнедеятельности растения, в том числе белковый, углеводный и липидный обмены. При окислении субстрата дыхания образуется много разнообразных промежуточных соединений, которые могут служить исходными веществами для различных биосинтезов. Трифосфоглицериновый альдегид, образующийся при окислении глюкозы, может быть исходным продуктом для синтеза глицерина, входящего в молекулу жира. Пировиноградная кислота как продукт окисления трифосфоглицеринового альдегида в окислительном декарбоксилировании, соединяясь с Ко-А, превращается в ацетил-Ко-А, который является основным строительным материалом при биосинтезе жирных кислот. В реакциях аминирования пировиноградная кислота служит исходным веществом для биосинтеза таких аминокислот, как аланин, фенилаланин, тирозин, серин и др. Фосфоэнопировиноградная кислота и эритрозо-4-фосфат, образующийся при апотомическом окислении, конденсируясь,

замыкаются в шестичленное кольцо шикимовой кислоты, которая служит предшественником ряда аминокислот, а через них ауксинов. Аналогично образуются кольца фенолов, лигнина, антоцианов и др.

Процесс дыхания осуществляется при непосредственном участии различных витаминов, которые являются коферментами окислительно-восстановительных ферментов. В этом проявляется тесная взаимосвязь процессов ассимиляции и диссимиляции в живом организме.

Кроме того, в процессе дыхания организм получает энергию для своей жизнедеятельности. Гетеротрофы поглощают готовые органические вещества, которые, окисляясь в процессе дыхания, обеспечивают организм пластическими веществами и энергией. Поэтому гетеротрофы способны осуществлять ограниченное число биосинтезов. Автотрофы обладают большим числом биосинтезов, так как, помимо дыхания, они используют солнечную энергию и синтезируют разнообразные органические вещества из неорганических: воды, углекислого газа, аммиака и нитратов. Освобождающаяся энергия как в результате окислительного, так и фотосинтетического фосфорилирования фиксируется в виде макроэргических фосфатных связей — трифосфатов. Затем энергия фосфатных связей используется на биосинтез: белка — АТФ, углеводов — УТФ, липидов — ЦТФ. Причем АТФ является основным источником энергии для биосинтезов и перезарядки нуклеозидфосфатов.

Биосинтез белка осуществляется на поверхности матрицы — рибонуклеиновой кислоты, структура которой определяет строение синтезируемого белка. Роль АТФ заключается в активировании карбоксильной группы аминокислоты, чтобы последняя смогла присоединиться к РНК. Соединяясь с аминокислотой, АТФ теряет энергию и выходит из реакции в виде АДФ или АМФ. Комплекс АМФ ~ активированная аминокислота переносится на РНК с образованием богатой энергией эфирной связи, которая превращается в пептидную. АМФ при фосфорилировании снова превращается в АТФ.

При биосинтезе гликозидной связи используется уридиндифосфат глюкоза (УДФГ), образующаяся из глюкозы-1-фосфата и уридинтрифосфата (УТФ). Если УДФГ передает глюкозу фруктозе, то образуется сахароза, а если цепочке декстрина — полисахарид. Аналогично образуются гликозиды, гликопротеиды и др.

Биосинтез липида, т. е. ными кислотами, осуществляют цитидинтрифосфата (ЦТФ Ко-А — исходного вещества для необходимого веществ Кроме биосинтезов, хи на поддержание

Кроме биосинтезов, хи
пользуется на поддержа
цессы роста, поступление
веществ и др. Тонус клет
форму и упорядоченность
ного потребления энерги
ществ в клетку из окружа
концентрации является а
потреблением энергии. П
шение и движение веще
осуществляются по зако
ловой энергии при интенс
роклимат растения. Пове
ароидных привлекает нас
проводается повышени
га вокруг растения. И, н
растения, как его устойчи
зано с дыханием. Это
при хранении зерна, плод
луковиц и др. Надежное
ловиях, обеспечивающих
зообмен.

В условиях хранения
газового состава атмосферы
ниже уровень дыхания и
веществ. Низкая температура
и снижает транспирацию
для хранения сочных пло-
дов же 4°C усиливает гидро-
литические качества. Аналоги
хранения цитрусовых низ-
кой температурой я-
вления зерна наряду с т-
ром является вода, кото-
рая является через набухание
Состав атмосферы,
разному влияет на хране-
ние кислорода и повы-

Биосинтез липида, т. е. соединение глицерина с жирными кислотами, осуществляется при участии энергии цитидинтрифосфата (ЦТФ), а для образования ацетил-Ко-А — исходного вещества для биосинтеза жирных кислот необходим АТФ.

Кроме биосинтезов, химическая энергия дыхания используется на поддержание структуры цитоплазмы, процессы роста, поступление и передвижение питательных веществ и др. Тонус клетки, позволяющий ей сохранить форму и упорядоченность процессов, требует постоянного потребления энергии от АТФ. Поступление веществ в клетку из окружающей среды против градиента концентрации является активным процессом, идущим с потреблением энергии. При нарушении дыхания поглощение и движение веществ через клеточную оболочку осуществляются по законам диффузии. Выделение тепловой энергии при интенсивном дыхании изменяет микроклимат растения. Повышение температуры у соцветий ароидных привлекает насекомых. Рост подснежников сопровождается повышением температуры и таянием снега вокруг растения. И, наконец, такое важное свойство растения, как его устойчивость к патогенам, также связано с дыханием. Это свойство особенно проявляется при хранении зерна, плодов, корнеплодов, клубнеплодов, луковиц и др. Надежное хранение возможно лишь в условиях, обеспечивающих нормальный дыхательный газообмен.

В условиях хранения дыхание зависит от биологических особенностей хранящегося объекта, температуры и газового состава атмосферы. Чем ниже температура, тем ниже уровень дыхания и меньше потери питательных веществ. Низкая температура тормозит развитие патогенов и снижает транспирацию, что имеет важное значение для хранения сочных плодов. Хранение картофеля ниже 4°C усиливает гидролиз крахмала и ухудшает вкусовые качества. Аналогичное явление наблюдается при хранении citrusовых ниже 6°C . Для капусты оптимальной температурой является минус 1°C , а для хранения зерна наряду с температурой решающим фактором является вода, которая может активизировать дыхание через набухание и выделение при этом энергии.

Состав атмосферы, как и низкая температура, по-разному влияет на хранение. Так, пониженное содержание кислорода и повышенное углекислого газа положи-

тельно влияет на сохраняемость яблок, груш, моркови, но отрицательно — на сохраняемость цитрусовых, капусты и картофеля.

Таким образом, дыхание растительного организма представляет разносторонний процесс, охватывающий жизнедеятельность растения не только в онтогенезе, но и в филогенезе.

РОЛЬ МИТОХОНДРИЙ В ПРОЦЕССЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЭНЕРГИИ

Строгая упорядоченность химических процессов в живом организме основана не только на соотношении скоростей регулируемых ферментами реакций, но и на высокой структурной организованности всех частей вплоть до молекулярного уровня. В клетках существует высокоупорядоченная система поверхностей, создающаяся при помощи мембранных элементов структуры. Разнообразные структуры необходимы для преобразования энергии: световой в химическую, химической в механическую, химической в световую и т. д. Любой физиологический процесс протекает при согласованном взаимодействии таких структур. Они характеризуются тем, что находятся в сложных субклеточных частицах или мембранах в виде скоплений большого числа повторяющихся единиц с высоким процентным содержанием липидов. Структурные субклеточные системы делятся на три функциональные группы: 1) преобразующие системы, катализирующие превращение энергии (митохондрии, хлоропласты); 2) редуцирующие (удваивающие) системы, катализирующие редупликацию белков или других макромолекул (рибосомы); 3) объединяющие метаболические системы, катализирующие полиферментные синтетические процессы (частицы, участвующие в синтезе жирных кислот и холестерина).

Преобразование энергии представляет собой молекулярный процесс, протекающий за счет циклических изменений специфических веществ. Структура преобразующих систем в высокой степени приспособлена для превращения этих специфических веществ с сохранением высокой их активности. Составные элементы клеточных частиц удерживаются вместе водородными, ковалентными, электростатическими и другими связями.

Активное участие в пр
мают митохондрии.
Существенными элеме
являются: трехслойная ме
хондрию от цитоплазмы
структур — крист, которы
рии и разделяют ее на со
меры размером 30 нм. Тр
16 нм состоит из липидов
теидным слоям цитоплазм
Носителем митохондр
асимметрическая супермо
кулярной массой около
держит 30% липидов и
связана с электронно-тра
комплексом вспомогател
участвующих в циклах тр
а также в превращении
лы. Деятельность суперм
метаболитов кислородом
емой при этом химическ
АТФ.

ФЕРМЕНТНАЯ СИСТЕ И

Различные пиридин
ют прямой перенос во
на свою простетическу
ный НАД·Н₂, превращ
диль на другую дегидр
другую ферментную с
ют водород непосред
обеспечивая окисление
ет большое биологиче
клетка испытывает вр
рами водорода от
флавопротеидные фер
не только от НАД ил
лот, альдегидов, пури
Флавопротеиды п
сное соединение фла
При образовании ф
тельное изменение

Активное участие в преобразовании энергии принимают митохондрии.

Существенными элементами строения митохондрий являются: трехслойная мембрана, отделяющая митохондрию от цитоплазмы; ряд трехслойных мембранных структур — крист, которые находятся внутри митохондрии и разделяют ее на сообщающиеся между собой камеры размером 30 нм. Трехслойная мембрана толщиной 16 нм состоит из липидов и белков аналогично липопротеидным слоям цитоплазматических мембран.

Носителем митохондриальной активности является асимметричная супермолекула с относительной молекулярной массой около $2 \cdot 10^6$. Такая супермолекула содержит 30% липидов и 50% структурных белков. Она связана с электронно-транспортной цепью и является комплексом вспомогательных ферментов и кофакторов, участвующих в циклах трикарбоновых и жирных кислот, а также в превращении веществ, вступающих в эти циклы. Деятельность супермолекулы сводится к окислению метаболитов кислородом воздуха и сохранению получаемой при этом химической энергии в фосфатных связях АТФ.

ФЕРМЕНТНАЯ СИСТЕМА ПЕРЕНОСА ЭЛЕКТРОНА И ПРОТОНА

Различные пиридиновые дегидрогеназы осуществляют прямой перенос водорода от окисляемого субстрата на свою простетическую группу — НАД. Восстановленный НАД·Н₂, превращаясь в кофермент, может переходить на другую дегидрогеназу и переносить водород на другую ферментную систему. Эти ферменты не передают водород непосредственно кислороду, тем самым обеспечивая окисление в анаэробных условиях. Это имеет большое биологическое значение в том случае, когда клетка испытывает временный анаэробизм. Акцепторами водорода от пиридиновых ферментов являются флавопротеидные ферменты. Они акцептируют водород не только от НАД или НАДФ, но и от аминокислот, альдегидов, пуринов и др.

Флавопротеиды представляют собой внутрикомплексное соединение флавинуклеотида и металла с белком. При образовании флавопротеидов происходит значительное изменение электронной структуры. Флавопро-

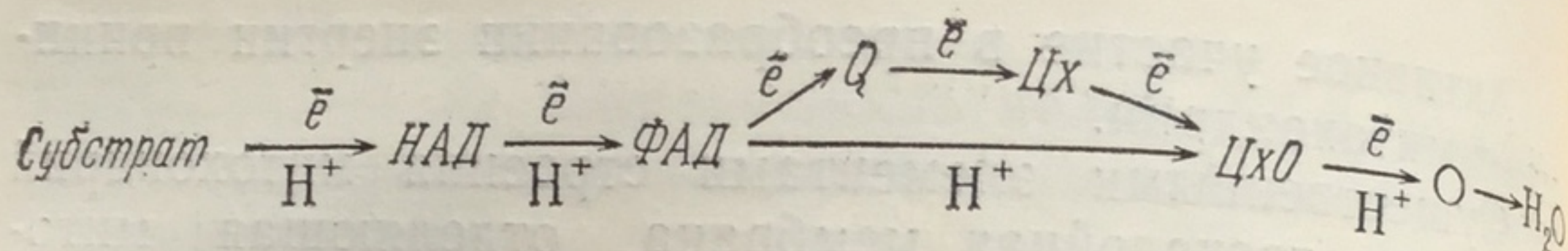


Рис. 7. Окисление в дыхательной цепи.

теиды переносят электрон с восстановленных пиридиновых коферментов на цитохромную систему благодаря ферменту НАД·Н₂ — цитохромредуктазе, катализирующей реакцию: НАД·Н₂ + окисленный цитохром с → НАД + восстановленный цитохром с. В флавопротеидах катионы железа, молибдена, меди и цинка служат электронными мостиками между флавиновым коферментом (ФМН или ФАД) и белком комплекса, а также между фермент-металлом и субстратом. При этом осуществляется внутримолекулярный перенос электронов, являющийся основой межмолекулярного одиночного переноса электронов на цитохромную систему (рис. 7).

Промежуточным звеном на пути переноса электронов от флавиновых ферментов к цитохромам является убихинон (кофермент Q), который состоит из замещенного хинона с боковой полиизопреной цепью, содержащей от 6 до 10 остатков изопрена. Убихиноны находятся в липопротеидной структуре митохондрий, а также в хлоропластах, где они называются пластохинонами. Растворимость убихинона в липидах вследствие длинной боковой углеводородной цепи позволяет ему участвовать в реакциях, протекающих в липопротеидном комплексе митохондрий.

Цитохромы являются заключительным этапом в переносе электронов от окисляемого субстрата на кислород.

В основе химической структуры цитохромы имеют железопорфириновый комплекс, который при восстановленной форме железа (ферропорфирин) называется гемом, при окисленной форме железа (феррипорфирин) в кислой среде называется гемом, а в щелочной — гематином.

Химические свойства цитохромов определяются: ароматическим характером порфиринового кольца, координационной насыщенностью и характером замещающих групп.

Большинство цитохромов входит в биологические системы, преобразующие энергию. Такими системами

могут быть митохондрии и бактерии. Цитохромы обладают гидрофобностью и сводят к минимуму участие в конечной реакции системы осуществления переноса электронов от цитохромов.

Конечным продуктом является вода.

Кроме воды, в биологических системах перенос электронов сопровождается реакцией фосфорилирования. Перенос электронов с фосфата на АТФ сопровождается реакцией фосфорилирования. Перенос электронов с фосфата на АТФ сопровождается реакцией фосфорилирования. Перенос электронов с фосфата на АТФ сопровождается реакцией фосфорилирования.

Таким образом, перенос электронов сопровождается реакцией фосфорилирования. Перенос электронов с фосфата на АТФ сопровождается реакцией фосфорилирования.

АНА

Запасные вещества превращаются в энергию. Они расщепляются в клетке в виде глюкозы, которая используется для получения энергии. Прямой окислительной реакцией глюкозы является гликолиз, который приводит к образованию пирувата. Пируват может быть окислен до ацетил-КоА, который затем входит в цикл Кребса. В цикле Кребса пируват окисляется до ацетил-КоА, который затем входит в цикл Кребса. В цикле Кребса пируват окисляется до ацетил-КоА, который затем входит в цикл Кребса.

могут быть митохондрии, хлоропласты, клеточные органоиды бактерий. Цитохромы обладают значительной гидрофобностью и связаны с белково-липидной структурой митохондрий. Перенос электронов по цитохромной системе осуществляется на основе обратимого изменения валентности железа ($\text{Fe}^{3+} \leftrightarrow \text{Fe}^{2+}$), входящего в гем. В конечной реакции переноса электронов на кислород участвует цитохромоксидаза (ЦХО), которая акцептирует электроны от цитохромов *c* и протоны от флавопротеидов.

Конечным продуктом биологического окисления субстрата является вода.

Кроме воды, в биологическом окислении образуется АТФ. Перенос электрона по электронно-транспортной цепи сопровождается потерей энергии, которая аккумулируется в фосфатных связях трех молекул АТФ. Первая реакция фосфорилирования АДФ наблюдается при переносе электрона с НАД·Н₂ на окисленный ФАД; вторая — от ФАД к цитохрому *b* и третья — от цитохромоксидазы к кислороду. Этот процесс называется *окислительным фосфорилированием*. При образовании молекул АТФ накапливается около 108 кДж/моль окисленного водорода. Общее понижение свободной энергии составляет около 217 кДж, поэтому полезное использование ее достигает 50%.

Таким образом, биологическое окисление дает основное количество энергии. При этом освобождаемая энергия локализуется в организме в форме богатых энергией веществ, при помощи которых совершаются все виды полезной работы.

АНАЭРОБНОЕ ОКИСЛЕНИЕ

Запасные вещества клетки подвергаются различным превращениям, прежде чем использоваться в дыхании. Они расщепляются на более простые продукты полураспада. Образующиеся мономеры могут использоваться клеткой в виде различных производных. Растительная клетка располагает каталитическими системами, при помощи которых глюкоза может окисляться: во-первых, прямым окислением свободного сахара с помощью флавиновой глюкооксидазы, во-вторых, использованием однократно фосфорилированной глюкозы в процессе апо-томического или гексозомонофосфатного пути, или пен-

тозофосфатного шунта, в-третьих, использованием двукратно фосфорилированной гексозы в гликолизе, или пути ЭМП (Эмбден — Мейергофф — Парнас).

Окисление свободной глюкозы на начальных этапах дыхания приводит к образованию 2-кетоглюконовой кислоты, распадающейся на две триозы, которые на втором этапе окисляются до углекислого газа и воды. Оба этапа совершаются в аэробных условиях.

Использование двукратно фосфорилированной гексозы разделяется на два этапа: *анаэробный*, когда глюкоза превращается в две трехуглеродные молекулы пировиноградной кислоты, и *аэробный*, в результате которого пировиноградная кислота окисляется с образованием углекислого газа и воды. По своей химической природе процессы анаэробного расщепления глюкозы в растительной клетке близки к процессам, протекающим в мышцах животных организмов и называемым также гликолизом, или путем ЭМП. Работами Л. Пастера, Е. Пфлюгера, В. Пфеффера, В. И. Палладина, С. П. Котычева доказан начальный этап нормального кислородного дыхания — анаэробный распад молекулы моносахара. В разработке химизма гликолиза приняли участие выдающиеся отечественные и зарубежные биохимики и физиологи Л. А. Иванов, А. Н. Лебедев, А. Гарден, К. Нейберг, Г. Эмбден, О. Мейергофф, Я. Парнас и другие ученые, которые установили, что процесс гликолиза состоит из ряда взаимосвязанных, протекающих в строгой последовательности реакций, катализируемых соответствующими ферментами (рис. 8).

1. Повышение реакционной способности глюкозы состоит в образовании фосфорного эфира ее. Реакция катализируется гексокиназой. Источником фосфора является АТФ. У шестого углеродного атома глюкозы образуется эфирная связь между остатком фосфорной кислоты и первичным спиртовым гидроксилем. Вещество называется глюкозо-6-фосфатом (Г-6-Ф).

2. Превращение глюкозо-6-фосфата во фруктозо-6-фосфат (Фр-6-Ф) в результате реакции изомеризации под действием фермента фосфогексоизомеразы.

3. Присоединение к фруктозо-6-фосфату одного остатка фосфорной кислоты и образование фруктозо-1,6-дифосфата (Фр-1,6-Ф). Реакция катализируется ферментом фосфотриоксикиназой и активизируется ионом магния.

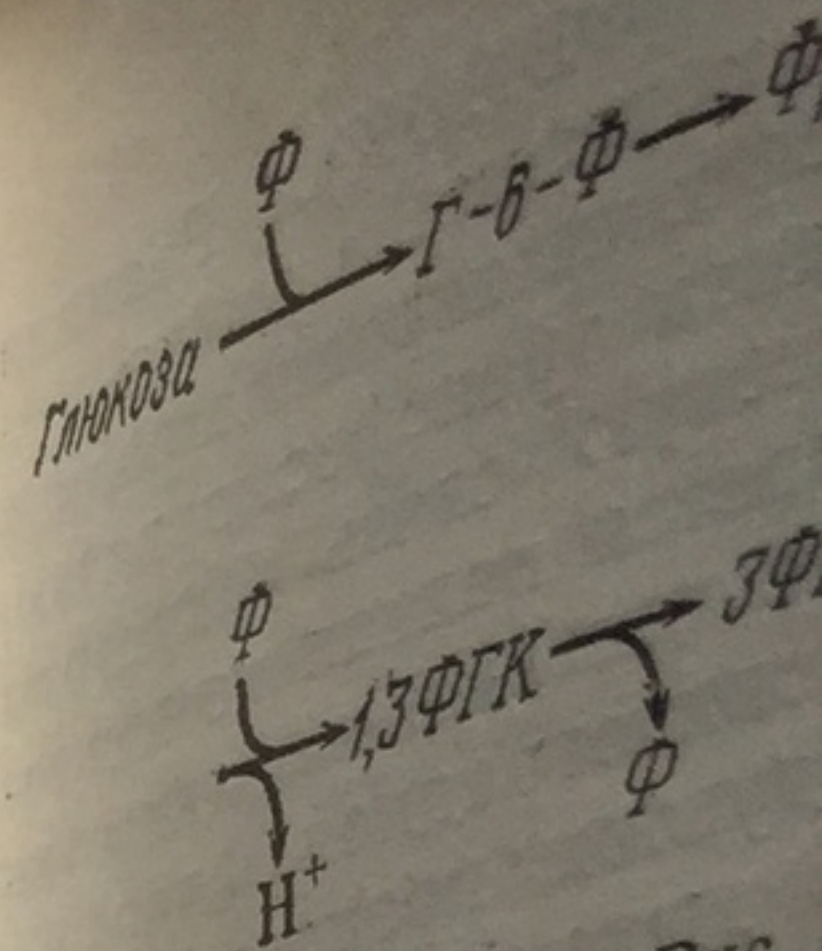


Рис.

4. Разрыв фруктозо-альдегид (ФГА). Реакция катализируется ферментом альдолазой.

Таким образом, превращение сахара осуществляется в две частицы реакционноспособного сахара осуществляются молекулы АТФ.

5. Превращение фосфорилированного альдегида в триозоизомеразы.

6. Окисление 3-фосфоглицериновой кислоты. Эта реакция катализируется ферментом 3-фосфоглицериновой киназой, протекает в не одновременным фосфорилированием. Эта реакция окислительной фосфорилирования неорганического фосфора.

7. Превращение дикарбонового эфира в монофосфорный эфир. Эта реакция катализируется ферментом трансфосфорилазой. Образованная эфирная связь, образованная атомом глицериновой кислоты превращается в ионы калия, аммония.

8. Изомеризация 2-фосфоглицериновой кислоты в 3-фосфоглицериновую.

9. Отщепление воды под действием фермента.

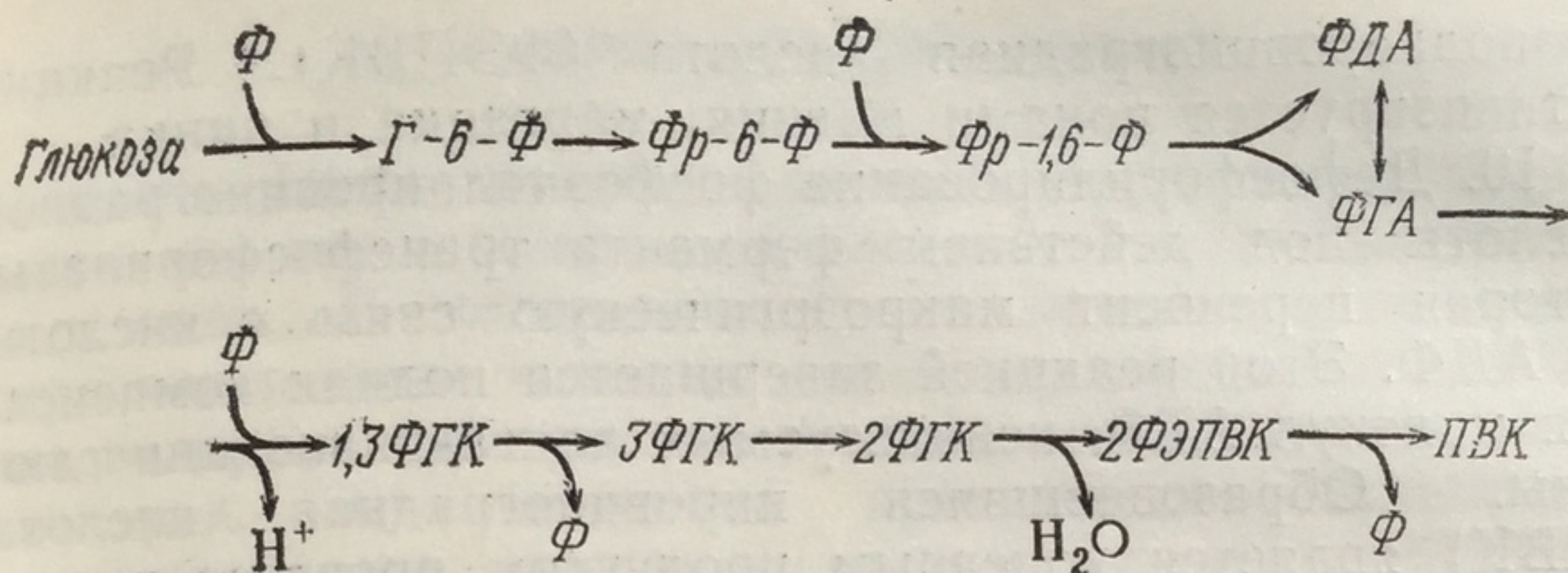


Рис. 8. Путь ЭМП.

4. Разрыв фруктозо-1,6-дифосфата на две фосфотриозы: фосфодиоксиацетон (ФДА) и 3-фосфоглицериновый альдегид (ФГА). Реакция катализируется ферментом альдолазой.

Таким образом, превращение молекулы глюкозы в две частицы реакционно более подвижного трехуглеродного сахара осуществляется затратой энергии двух молекул АТФ.

5. Превращение фосфодиоксиацетона в 3-фосфоглицериновый альдегид под действием фермента фосфотриозоизомеразы.

6. Окисление 3-фосфоглицеринового альдегида в 1,3-фосфоглицериновую кислоту (ФГК). Реакция катализируется ферментом фосфоглицеринальдегиддегидрогеназой, протекает в несколько этапов и сопряжена с одновременным фосфорилированием образующейся глицериновой кислоты. Эта реакция называется *гликолитической оксиредукцией* и служит примером образования богатой энергией фосфатной связи за счет энергии окисления неорганического фосфата.

7. Превращение дифосфоглицериновой кислоты в ее монофосфорный эфир. Реакция катализируется ферментом трансфосфорилазой, с помощью которой макроэнергетическая связь, образовавшаяся у первого углеродного атома глицериновой кислоты, переносится на АДФ, которая превращается в АТФ. Реакция активизируется ионами калия, аммония и магния.

8. Изомеризация 3-фосфоглицериновой кислоты в 2-фосфоглицериновую кислоту под действием фермента мутазы фосфоглицериновой кислоты.

9. Отщепление воды от 2-фосфоглицериновой кислоты под действием фермента енолазы. Образуется 2-фос-

10. Дефосфорилирование фосфоэнолпировиноградной кислоты (ФЭПВК). Реакция активизируется ионами магния, марганца и цинка.

10. Дефосфорилирование фосфоэнолпировиноградной кислоты под действием фермента трансфосфорилазы, которая переносит макроэргическую связь с кислоты на АДФ. Этой реакцией завершается полная компенсация молекул АТФ, используемых для активации глюкозы. Образовавшаяся пировиноградная кислота (ПВК) является конечным продуктом процесса гликолиза и общим продуктом для дыхания и всех видов брожения.

Брожение — это превращение глюкозы через пировиноградную кислоту в анаэробных условиях с образованием этилового спирта, кислот и углекислого газа. Существенные различия, характеризующие виды брожения, проявляются после образования пировиноградной кислоты.

Спиртовое брожение осуществляется дрожжевыми клетками, обладающими активной декарбоксилазой пировиноградной кислоты, которая отщепляет CO_2 с образованием уксусного альдегида. Уксусный альдегид, акцептируя водород от восстановленного НАД, под действием алкогольдегидрогеназы превращается в этиловый спирт.

Молочнокислородное брожение осуществляется молочнокислыми бактериями, которые восстанавливают пировиноградную кислоту с участием лактатдегидрогеназы. Донором водорода служит восстановленный НАД.

Маслянокислое брожение осуществляется маслянокислыми бактериями, которые подвергают пировиноградную кислоту окислительному декарбоксилированию с образованием уксусной кислоты. Уксусная кислота путем соединения с Ко-А превращается в ацетил-Ко-А, две молекулы которого через ряд промежуточных реакций образуют одну молекулу масляной кислоты.

Несмотря на различия между видами брожения и гликолизом, для них характерна общая особенность — конечные продукты, являясь восстановленными соединениями, обладают большим запасом нереализованной химической энергии. В этом причина низкой энергетической эффективности анаэробного окисления субстратов.

Дальнейшим эта
окисление пировиног
за и воды. В посл
пировиноградной ки
ние водорода субстр
кислород. Этот ки
лимоннокислым ци
кислот, или циклом
органических кислот
Дьорды, который
внесения в питател
ной, фумаровой, яб
Г. Кребс предлож
пировиноградной ки
ты, названную его
са является тем об
ляется окончательно
углеводов, белков и
(рис. 9).

1. Окислительно-восстановительная реакция окисления глицеральной кислоты до пируватной кислоты с участием НАДФ и Ко-А). Р. образует пируват, который превращается в ацетил-КоА. Образуются также восстановленный НАДФ и пируват. Пируват превращается в ацетил-КоА с участием пируватдегидрогеназного комплекса. Ацетил-КоА входит в цикл Кребса.

2. Конденсация
кислотой и водой,
ная кислота и К
электрона

3. Превращение через цисаконитогидратации и гидратазы.

4. Окисление тарную под дей-
зы с кофермент
протон.

5. Декарбок
с образованием
ем фермента д
тая второй угл

АЭРОБНОЕ ОКИСЛЕНИЕ

Дальнейшим этапом дыхания является аэробное окисление пировиноградной кислоты до углекислого газа и воды. В последовательных реакциях окисления пировиноградной кислоты наблюдается активизирование водорода субстрата и перенос его и электронов на кислород. Этот комплекс превращений называется *лимоннокислым циклом*, или *циклом трикарбоновых кислот*, или *циклом Кребса*. Первые работы по влиянию органических кислот на дыхание принадлежат А. Сент-Дьордьи, который обнаружил повышение дыхания от внесения в питательную среду четырех кислот — янтарной, фумаровой, яблочной, щавелевоуксусной. В 1937 г. Г. Кребс предложил схему лимоннокислого окисления пировиноградной кислоты через трикарбоновые кислоты, названную его именем. Оказалось, что цикл Кребса является тем общим руслом, по которому осуществляется окончательное окисление субстратов дыхания — углеводов, белков и липидов — у всех живых организмов (рис. 9).

1. Окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты осуществляется комплексом ферментов (дегидрогеназа, декарбоксилаза и коферменты НАДФ и Ко-А). Реакция активизируется ионом магния. Образуется восстановленный НАДФ, ацетил-Ко-А и выделяется первый углеродный атом пировиноградной кислоты в виде CO_2 .

2. Конденсация ацетил-Ко-А со щавелевоуксусной кислотой и водой, в результате чего образуются лимонная кислота и Ко-А. Одновременно отделяются два электрона, переносимые к кислороду.

3. Превращение лимонной кислоты в изолимонную через цисаконитовую кислоту в результате реакций дегидратации и гидратации под действием фермента аконитазы.

4. Окисление изолимонной кислоты в щавелевоянтарную под действием фермента изоцитратдегидрогеназы с коферментом НАДФ. Одновременно выделяется протон.

5. Декарбоксилирование щавелевоянтарной кислоты с образованием α -кетоглутаровой кислоты под действием фермента декарбоксилазы. В этой реакции выделяется второй углеродный атом пировиноградной кислоты.

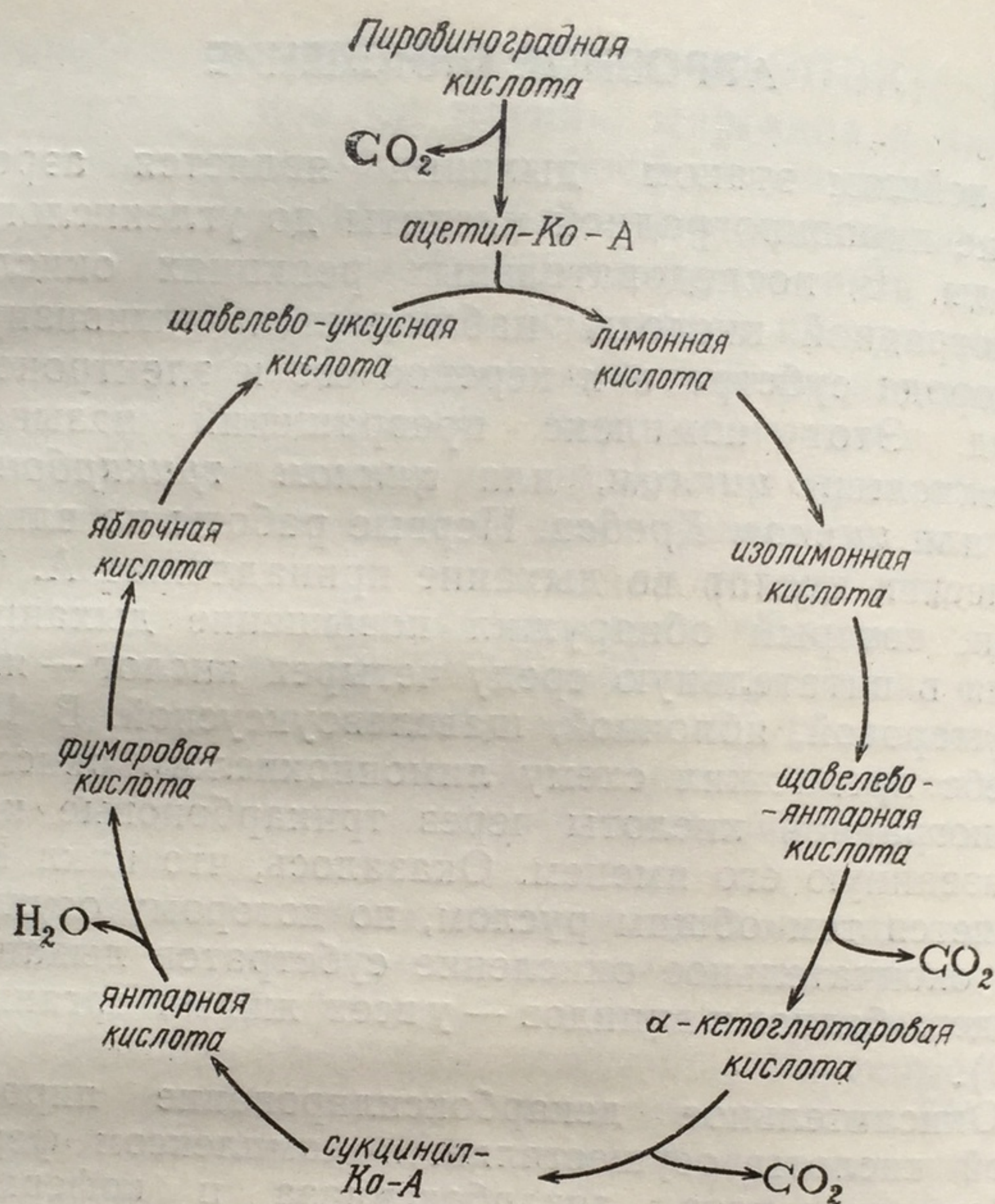


Рис. 9. Цикл Кребса.

6. Окислительное декарбоксилирование α -кетоглутаровой кислоты в янтарную через образование сукцинил-Ко-А и АТФ. В этой реакции выделяется последний (третий) углерод пировиноградной кислоты. Реакцию катализирует комплекс ферментов, аналогичный комплексу первой реакции. В начале реакции α -кетоглутаровая кислота превращается в сукцинил-Ко-А и выделяются CO_2 , восстановленный НАДФ и протон. Завершается реакция высвобождением янтарной кислоты из сукцинил-Ко-А под действием фосфорилации и фосфорилированием АДФ.

Эта реакция является примером субстратного фосфорилирования.

7. Окисление янтарной кислоты до фумаровой под действием фермента сукциндегидрогеназы с выделением H_2O .

8. Гидратация
действием фума-
9. Окисление
ную под дей-
с выделением д-
Образование

ся цикл Кребса
 CO_2 и пять пар
надлежат пиро-
используемой
глутаровой и
транспортную
и электроны со-
чивается полно

Если в гли-
ле Кребса ост-
виде макроэрг-
Кребса выдел-
изолимонной
воянтарной,
тарной до фу-
В цикле Кре-
клетке для б

Особое зн-
помимо АТФ,
связи, образу-
ным остатко-
зуется для з-
бой произво-
кислоту, ам-
фосфорной
ческой акти-
сульфгидри-
бен активн-
жирного и
тильные гр-
и липидов,
ноградную
Липиды
рин и про-
в гликоли-
в пировин-
ций прев-
в цикле К

8. Гидратация фумаровой кислоты в яблочную под действием фумаразы.

9. Окисление яблочной кислоты в щавелевоуксусную под действием фермента малатдегидрогеназы с выделением двух протонов.

Образованием щавелевоуксусной кислоты замыкается цикл Кребса, в котором выделяются три молекулы CO_2 и пять пар протонов и электронов. Две пары принадлежат пировиноградной кислоте, остальные — воде, используемой при гидратации цис-аконитовой, α -кетоглутаровой и фумаровой кислот. Пройдя электронно-транспортную цепь, состоящую из цитохромов, протоны и электроны соединяются с кислородом. На этом заканчивается полное окисление субстрата.

Если в гликолизе выделяется 5% энергии, то в цикле Кребса остальные 95%. Энергия аккумулируется в виде макроэргических фосфатных связей АТФ. В цикле Кребса выделение энергии наблюдается при окислении изолимонной кислоты через цис-аконитовую до щавелевоуксусной, α -кетоглутаровой до сукцинил-Ко-А, янтарной до фумаровой и яблочной до щавелевоуксусной. В цикле Кребса образуются соединения, необходимые клетке для биосинтезов компонентов цитоплазмы.

Особое значение в дыхании имеет Ко-А, который, помимо АТФ, запасает энергию в виде макроэргической связи, образующейся при взаимодействии Ко-А с ацильным остатком кислоты. При этом энергия АТФ используется для зарядки ацетил-Ко-А. Ко-А представляет собой производное аденина, содержащее пантотеновую кислоту, аминокислоту, тиоэтаноламин и три остатка фосфорной кислоты. Он обладает высокой каталитической активностью, обусловленной наличием конечной сульфгидрильной группы тиоэтанолamina. Ко-А способен активизировать не только уксусную, но и кислоты жирного и ароматического рядов. Ко-А переносит ацильные группы CH_3-CO для биосинтезов углеводов и липидов, где путь превращений лежит через пировиноградную и уксусную кислоты.

Липиды предварительно расщепляются на глицерин и производные ацил-Ко-А. Глицерин используется в гликолизе в виде глицерофосфата и преобразуется в пировиноградную кислоту. Ацил-Ко-А через ряд реакций превращается в ацетил-Ко-А, который окисляется в цикле Кребса до CO_2 и H_2O .

3. Изомеризация рибулозо-5-фосфата (Риб-5-Ф) в рибозо-5-фосфат (Р-5-Ф) под действием фосфопентоизомеразы и ксилулозо-5-фосфат (К-5-Ф) при участии фосфопентокетоэпимеразы.

4. Образование седогептулозо-7-фосфата (СГ-7-Ф) и 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА) из ксилулозо-5-фосфата и рибозо-5-фосфата под действием фермента транскетолазы, НАДФ, магния.

5. Образование фруктозо-6-фосфата (Фр-6-Ф) и эритрозо-4-фосфата (Э-4-Ф) из седогептулозо-7-фосфата и 3-фосфоглицеринового альдегида при участии фермента трансальдолазы.

6. Образование второй молекулы фруктозо-6-фосфата и 3-фосфоглицеринового альдегида из ксилулозо-5-фосфата и эритрозо-4-фосфата под действием фермента транскетолазы и НАДФ.

7. Изомеризация 3-фосфоглицеринового альдегида в фосфодиоксиацетон (ФДА), при участии альдолазы происходит ферментативная конденсация двух триоз с образованием фруктозо-1,6-дифосфата, который, гидролизуясь фосфорилазой, превращается в фруктозо-6-фосфат — третью молекулу.

Исключительно важными ферментами апотомического дыхания являются транскетолаза и альдолаза, которые позволяют клетке взаимно превращать сахара с различной длиной углеродной цепи и образовывать различные типы сахаров. При одном обороте цикла молекула глюкозо-6-фосфата распадается на две молекулы триозы. Одна окисляется до CO_2 , другая, конденсируясь с молекулой триозофосфата, превращается в гексозодифосфат. При этом образующиеся три молекулы фруктозо-6-фосфата составляют 75% от общего количества рибозы.

Полное окисление глюкозы до CO_2 происходит за шесть оборотов цикла. Апотомическое окисление имеет ряд преимуществ перед гликолизом и циклом Кребса: перед высвобождением CO_2 глюкоза проходит три промежуточные стадии превращения (6-фосфоглюконолактон, 6-фосфоглюконат и рибулозо-5-фосфат), в то время как в гликолизе дегидрирование наблюдается только в двух реакциях, а в гликолизе и цикле Кребса — в шести.

Важная роль в обмене веществ принадлежит гексозо-монофосфатному дыханию, в результате чего образуют-

ся соединения с различным числом углеродных атомов, которые могут служить исходными веществами для реакций в обмене аминокислот, синтеза нуклеотидов, образования циклических соединений. Особенно важна шикимовая кислота, образующаяся путем конденсации фосфоэнолпировиноградной кислоты и эритрозо-4-фосфата. Она является исходным продуктом для биосинтеза циклических соединений: полифенолов, хинонов, хинной кислоты и др. Из шикимовой кислоты через аминокислоту триптофан образуется гетероауксин — фитогормон роста. Все это указывает на огромное значение дыхания для жизнедеятельности растительной клетки.

При прорастании семян масличных культур обнаружена активность ферментов изоцитразы изолимонной кислоты и малатсинтетазы яблочной кислоты. Среди продуктов окисления найдена глиоксилевая кислота. Следовательно, у масличных культур в аэробном этапе дыхания вместо цикла Кребса имеет место *глиоксилатный цикл*, который является некоторым изменением цикла Кребса.

1. Расщепление изолимонной кислоты на глиоксилевую и янтарную происходит при участии фермента изоцитразы.

2. Синтез яблочной кислоты из глиоксилевой и ацетил-Ко-А под действием малатсинтетазы.

Следовательно, часть цепи цикла Кребса: α -кетоглутаровая кислота \rightarrow сукцинил-Ко-А \rightarrow янтарная кислота \rightarrow фумаровая кислота замещается участком: глиоксилевая кислота \rightarrow уксусная кислота, из которой у масличных культур образуется ацетил-Ко-А. Глиоксилевая кислота обуславливает фотодыхание (выделение CO_2 на свету).

В фотосинтезе образуется гликолевая кислота, которая при окислении превращается в глиоксилевую, две молекулы последней при декарбоксилировании образуют CO_2 и триозофосфат, используемый в биосинтезе глюкозы. Глиоксилевая кислота, соединяясь с глютаминовой кислотой, дает гликокол — аминокислоту, из которой при участии Ко-А синтезируются порфирины — основа хлорофилла. Система гликолевая кислота \leftrightarrow глиоксилевая кислота участвует в транспорте электронов фотосинтеза и является связующим звеном между фотосинтезом и дыханием.

Для структуры ти дыхательного особенностями органи является не только и реагентом отдел воды, необходимое го-биохимическим дыхание снижено и изменение влажности изменяет реакцию температуры для в пределах 45—50 као 8°С, почки 25°С).

На интенсивность вают колебания те ее. Приспособление ры проявляется в ферментов (в нача лагает флавопроте ве — цитохромоксид нолоксидазная).

Наиболее эффек волновая радиация. Значит, влияние тепловой энергией ределенных участк

Минеральные ными путями. Ион тов (железо явл цитохромоксидазы, м тиноксидазы), могут ний — фосфотазы, зы; калий — фрук Ко-А) и их инт оказывают несп тов).

Интенсивности тава. Клетки на в газовой среде, птую часть.

ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ И ДЫХАНИЕ

Для структуры дыхательной системы и интенсивности дыхательного газообмена большое значение имеют особенности организма и условия внешней среды. Вода является не только конечным продуктом окисления, но и реагентом отдельных реакций дыхания. Количество воды, необходимое для дыхания, определяется физиолого-биохимическим уровнем организма. У сухих семян дыхание снижено из-за отсутствия водной фазы. Увеличение влажности не только усиливает дыхание, но и изменяет реакцию процесса на температуру. Максимум температуры для большинства растений находится в пределах $45-55^{\circ}\text{C}$, а минимум — около 0°C (какао 8°C , почки зимующих многолетников минус 25°C).

На интенсивность дыхания большое влияние оказывают колебания температуры, как правило, повышая ее. Приспособление дыхания к колебаниям температуры проявляется в качественном изменении отдельных ферментов (в начале развития у плодов яблони преобладает флавопротеинооксидазная система, при наливе — цитохромоксидазная, у зрелых плодов — полифенолоксидазная).

Наиболее эффективно влияет на дыхание коротковолновая радиация, особенно ультрафиолетовые лучи. Значит, влияние света на дыхание определяется не тепловой энергией, а специфическим воздействием определенных участков спектра.

Минеральные вещества влияют на дыхание различными путями. Ионы металлов входят в состав ферментов (железо является агоном каталазы, пероксидазы, цитохромоксидазы; молибден — нитратредуктазы, ксантинооксидазы; медь — полифенолоксидазы, аскорбиноксидазы), могут быть активаторами ферментов (магний — фосфотазы, энолазы, фосфоглюкомутазы, киназы; калий — фруктокиназы, пируваткиназы, ацетилазы Ко-А) и их ингибиторами (соли тяжелых металлов оказывают неспецифическое ингибирование ферментов).

Интенсивность дыхания изменяется от газового состава. Клетки надземных органов растений находятся в газовой среде, в которой объем кислорода составляет пятую часть. Подземные органы испытывают резкие

колебания кислорода, зависящие от структуры и влажности почвы, глубины корнеобитания, количества органического вещества, характера микрофлоры и т. д. В тяжелых и влажных почвах, богатых органическими веществами, концентрация кислорода может так сильно снизиться, что наступает частичное или полное подавление аэробного дыхания. Особенно часто это проявляется у растений на заболоченных почвах. Для нормального дыхания у растений выработалась система межклетников либо система воздухоносных тканей (аэренхима), через которые осуществляется диффузия кислорода к клеткам подземных органов и углекислого газа в обратном направлении. Кратковременный анаэробизм растение переносит без вреда и быстро восстанавливает дыхание в наступивших нормальных условиях.

Длительное пребывание в условиях анаэробизма приводит растение к гибели в основном из-за отравления клеток продуктами анаэробного обмена — этиловым спиртом, ацетальдегидом и др.

Кроме того, наблюдается истощение растения, зависящее от меньшей энергетической эффективности процессов брожения. Показателем активирования брожения является *дыхательный коэффициент* — величина отношения объема выделившегося углекислого газа к объему поглощенного кислорода. При полном окислении молекулы глюкозы поглощается 6 молекул кислорода и выделяется 6 молекул углекислого газа, дыхательный коэффициент в этом случае равен единице. Величина дыхательного коэффициента зависит от степени восстановленности или окисленности дыхательного субстрата.

При дыхании за счет белков дыхательный коэффициент снижается до 0,7—0,8, более восстановленным субстратом являются липиды, поэтому дыхательный коэффициент снижается до 0,3. Наиболее окисленными субстратами оказываются органические кислоты (при окислении яблочной кислоты дыхательный коэффициент равен 1,33, а щавелевой — 4,00). На величину дыхательного коэффициента влияет также степень обеспеченности клеток кислородом. Степень чувствительности тканей к анаэробизму неодинакова у различных растений.

Интенсивность углекислоты в единицу времени

Для определения использовать семена растений. Простой способ может служить раствор барита. Каучуковой проволочной маточной корзинкой растения должны не касаясь барита.

Ход работы
Нужного материала зывают ниткой банки. В банку вают 25 мл расной воды) из зют пробку нариалом.

Собранную вят в темное мляции, с опредеСемена (илля CO_2 , погло

Во время оосторожно покщую пленкупоглощению С

Для контр и опытная, наблюдая указаменяют пробк и опытную. Воздуха, нахо

ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ

Работа 9. Определение интенсивности дыхания по выделению углекислоты

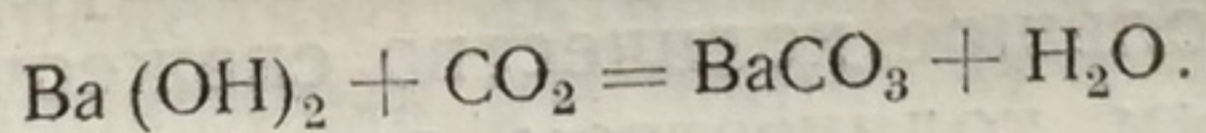
Интенсивность дыхания можно определить по количеству углекислоты, выделенной единицей массы растения в единицу времени (1 ч).

Для определения интенсивности дыхания можно использовать семена, листья, соцветия и другие органы растения. Простым прибором для определения дыхания может служить банка или колба, в которую наливают раствор барита. Банку закрывают хорошо подобранной каучуковой пробкой. На нижней стороне пробки имеется проволочный крючок, к которому прикрепляют растительный материал. Марлевый мешочек (или проволочная корзинка) с семенами или другими органами растения должен висеть внутри банки, ни в коем случае не касаясь барита.

Ход работы. Отвешивают на весах 10 г растительного материала, помещают в марлевый мешочек, завязывают ниткой и прикрепляют к крючку на пробке банки. В банку, закрыв ее специальной пробкой, наливают 25 мл раствора барита (7 г на 1 л дистиллированной воды) из замкнутой системы, затем быстро заменяют пробку на другую с прикрепленным к ней материалом.

Собранную установку (при работе с листьями) ставят в темное место, чтобы исключить процесс ассимиляции, с определенной температурой на 30 мин.

Семена (или другой живой материал) дышат, выделяя CO_2 , поглощаемый баритом, по реакции:



Во время опыта банку с раствором барита нужно осторожно покачивать, чтобы нарушать образующуюся пленку BaCO_3 , которая мешает дальнейшему поглощению CO_2 .

Для контроля берут банку такого же объема, как и опытная, наливают в нее 25 мл раствора барита, соблюдая указанные выше предосторожности. Затем заменяют пробку и банку и ставят в те же условия, что и опытную. Контроль служит для учета углекислоты воздуха, находящейся в банке.

Через 30 мин титруют раствор барита в опытной и контрольной банках. Для этого из банок быстро вынимают пробки, заменяют их на другие (для титрования), вводят 2—3 капли раствора фенолфталеина и титруют раствором щавелевой кислоты до слабо-розового окрашивания. Для приготовления раствора берут 2,8636 г щавелевой кислоты на 1 л дистиллированной воды, 1 мл этого раствора соответствует 1 мл барита и 1 мг CO_2 .

Интенсивность дыхания 100 г растительного материала за 1 ч вычисляют по формуле:

$$x = \frac{100(a - b)}{g \cdot t},$$

где a — количество раствора барита, связанного углекислотой, в опытной банке (в мл); b — количество раствора барита, связанного углекислотой, в контрольной банке (в мл); g — масса растительного материала (в г); t — продолжительность опыта (в ч).

Материалы и оборудование. Растворы барита, щавелевой кислоты, фенолфталеин, проросшие семена, листья или цветки, бюретка, воронка, весы с разновесами, стеклянные банки емкостью 300 мл, пробки для банок, корзинки из металлической сетки (или куски марли).

Работа 10. Обнаружение оксидаз в растении

Дыхание в растении протекает при наличии в клетках ферментов оксидаз, которые передают водород от субстрата или пиридиновых, или флавиновых ферментов непосредственно кислороду. Наличие оксидаз обеспечивает аэробное дыхание организма.

Ход работы (по Н. Н. Иванову). Для обнаружения в растениях оксидаз поступают следующим образом: растирают небольшое количество свежеччищенного картофеля с малым количеством дистиллированной воды. Полученный сок фильтруют в фарфоровую чашку и туда же прибавляют несколько капель 1%-ного спиртового раствора гваяковой смолы, появляется темно-синяя окраска. При кипячении filtrата прибавление гваяковой смолы не дает посинения ввиду разрушения энзима. Эту реакцию можно получить при работе с яблоками, грушами, сливами.

Материалы и оборудование. Свежие клубни картофеля, дистиллированная вода, 10%-ный спиртовой раствор гваяковой смолы, фарфоровая чашка.

В процессе окисления превратиться в воду. Большие количества могут начаться в веществе. Поэтому в том числе каталаза, воду и молекулярный кислород. Дыхание организма.

Ход работы. 2 г в фарфоровой ступке бавляя щепотку мел (рН 7,7 оптимален для). Во время растирания воду общим объемом вносят полученный перекиси водорода. Водной трубкой, стараясь смешивать жидкости, наем воронки установить на нуль. Закрывая положение каталазы в коленах, тотчас отсчитывают секундомером.

Левой рукой делая время, отмечают отсчитывание 3 мин по понижению уровня в круглой воронке.

В работе определяют активность хлорофильных растений.

Ра

Активность ката

Пшеница (зеленые п

Пшеница (этиолиро

Работа 11. Определение активности каталазы в различных растительных объектах

В процессе окисления водород и кислород могут превратиться в воду или перекись водорода. Даже небольшие количества перекиси вредны клетке, так как может начаться процесс самопроизвольного окисления вещества. Поэтому в клетке имеется ряд ферментов, в том числе каталаза, которые расщепляют перекись на воду и молекулярный кислород, тем самым регулируя дыхание организма.

Ход работы. 2 г растительного материала растирают в фарфоровой ступке вместе с кварцевым песком, прибавляя щепотку мела для создания щелочной реакции (рН 7,7 оптимален для данного фермента).

Во время растирания вливают небольшими порциями воду общим объемом 20 мл. В одно колено каталазника вносят полученную смесь, в другое — 5 мл 3%-ной перекиси водорода. Соединяют каталазник с каучуковой трубкой, стараясь избежать преждевременного смешения жидкостей. Открывают зажим и перемещением воронки устанавливают уровень воды в бюретке на нуль. Закрывают зажим, быстрым изменением положения каталазника смешивают жидкости в обоих коленах, тотчас отмечают время, пользуясь часами или секундомером.

Левой рукой держат каталазник, встряхивая его все время, отмечают объем выделенного кислорода в течение 3 мин по понижению воды в бюретке. При отсчете вода в круглой воронке и бюретке должна быть на одном уровне.

В работе определяют активность каталазы: 1) у зеленых и этиолированных растений; 2) у зеленых и бесхлорофильных растений; 3) в различных частях растений.

Растение	Объем выделенного кислорода за 3 мин (в см ³)
----------	---

Активность каталазы у зеленых и этиолированных растений

Пшеница (зеленые проростки)	40
Пшеница (этиолированные проростки)	24

РАЗДЕЛ ПЯТЫЙ

КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

КОРЕНЬ — ОРГАН ПОГЛОЩЕНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ

Корневые системы у растений выполняют разнообразные функции. В зависимости от условий внешней среды формируется их своеобразная структура. Примером могут служить: воздушные корни лиан, орхидей и ароидных; дыхательные корни мангровых лесов; ассимилирующие корни водяного ореха; корни-присоски и корни-прищепки плюща; дисковидные корни фикусов; ризоиды морских водорослей; корнеплоды моркови, репы, брюквы, свеклы; корневые клубни георгина, чистяка, таволги степной. Специфичность структуры и функции корня закрепились в процессе эволюции и передаются по наследству. Однако наряду с особенностями корневых систем у всех наземных растений они выполняют общие важные функции — прикрепление растений к субстрату и поглощение из субстрата и передвижение к надземным органам воды и минеральных элементов.

Эта функция возникла, как только растения вышли на сушу и лишились возможности получать из внешней среды воду и минеральные элементы. Вначале у одноклеточных растений нижняя часть тела, погруженная в субстрат, выполняла функцию поглощения воды и элементов питания, а верхняя — ассимиляцию солнечной энергии и углекислого газа. У современных многоклеточных организмов способностью поглощать из внешней среды воду и минеральные вещества обладают все клетки различных тканей растения, но особенно это свойство проявляется у клеток корневых систем.

Корневые системы — органы с хорошо дифференцированной внутренней структурой. По внешнему виду они делятся на стержневые и мочковатые. Стержневая корневая система свойственна двудольным, а мочковатая —

однодольным растениям. Благодаря первичному строению корни однодольных растений обладают постоянством диаметра и выполняют только основную свою функцию. У двудольных цветковых и голосемянных растений корни в онтогенезе утолщаются за счет деятельности клеток камбия, из которых образуются элементы ксилемы и флоэмы. Иначе говоря, у таких корней имеется первичное и вторичное строение, которое обуславливает функцию корней как запасующих органов (сахарная свекла, морковь и др.).

Морфолого-анатомическое строение корня приспособлено для поглощения воды и элементов питания из почвы. Однако в этом процессе участвует только та часть корня, которая имеет корневые волоски и называется *зоной поглощения*. В клетках этой зоны высокий уровень дыхания, окислительная активность белка митохондрий достигает максимума, резко повышается активность ферментов. Кроме того, обнаружена активность нитратредуктазы и гидроксиламинредуктазы — ферментов начального и конечного восстановления нитратов. В зоне поглощения формируются структурные элементы для передвижения восходящего тока воды и минеральных веществ — *ксилема*.

Корневые волоски во много раз повышают всасывающую поверхность корня.

Значительную часть общей адсорбирующей поверхности занимает рабочая поглощающая поверхность, на которой ионы солей не только адсорбируются, но и проникают внутрь корня (табл. 6).

6. Адсорбирующая и рабочая поглощающая поверхность 1 см³ корней (по И. И. Колосову, 1962)

Культура	Общая адсорбирующая поверхность (в м ²)	Рабочая поглощающая поверхность	
		в м ²	в % от общей
Пшеница	1,549	0,524	32,9
Гречиха	1,678	0,730	43,5
Люпин	0,628	0,271	43,3

Корневые волоски недолговечны и через 10—12 суток отмирают, но все время образуются новые корневые волоски на растущей зоне корня. При образовании корневого волоска на поверхности эпидермальной клетки воз-

никает бугорок, к которому примыкает В дальнейшем ядро помещается в корневой лосок и в течение последнего находится непосредственной близости от его концевой части.

Рост корневой системы носит ритмичный характер. Так, через определенные промежутки времени появляется определенное количество проростков.

В фазе шильца их иногда 4, а в фазе 7 корней. Одновременно также величина адсорбции.

Ритмичность роста поглощения, синтеза и корневой системой.

ощаются через каждую муму поглощения ову. Если поглощается нормальной поглот

щения преобладает щения тесно связан му в утренние и д

количество аминок на, цистина, глюта

Ритмичность обусловлена раздр пических реакций.

ются поглощением Раздражителями ны, под влиянием щения и синтеза

вида растения. К больше питатель меньше в пасмурного периода м

ществ у растений мум — в осенние

никает бугорок, к которому примыкает ядро. В дальнейшем ядро перемещается в корневой волосок и в течение роста последнего находится в непосредственной близости от его концевой части.

Рост корневой системы носит ритмичный характер. Так, через определенные промежутки времени появляется известное количество придаточных корней у риса. В фазе шильца их 2—3,

иногда 4, а в фазе первого настоящего листа уже 5—7 корней. Одновременно изменяется их общий объем, а также величина активно поглощающей поверхности. Ритмичность роста обуславливает ритмичность поглощения, синтеза и выделения органических веществ корневой системой. Ионы фосфора и серы поглощаются через каждые 2—3 ч, причем во время максимума поглощения одного иона другой выделяется в почву. Если поглощается калий, то выделяется кальций. При нормальной поглотительной деятельности корней поглощение преобладает над выделением. С процессом поглощения тесно связан синтез органических веществ, поэтому в утренние и дневные часы в пасоке увеличивается количество аминокислот (аспарагиновой, аланина, лизина, цистина, глутамина), а вечером снижается.

Ритмичность физиологической активности корней обусловлена раздражимостью цитоплазмы от термотропических реакций. При возбуждении в корнях усиливаются поглощение и синтез, при торможении ослабляются. Раздражителями являются также одновалентные катионы, под влиянием которых амплитуда колебания поглощения и синтеза достигает 10—50%, в зависимости от вида растения. Корни древесных растений поглощают больше питательных веществ в теплые солнечные дни и меньше в пасмурные дни и ночью. В течение вегетационного периода максимум поглощения питательных веществ у растений наблюдается в летние месяцы, а минимум — в осенние.

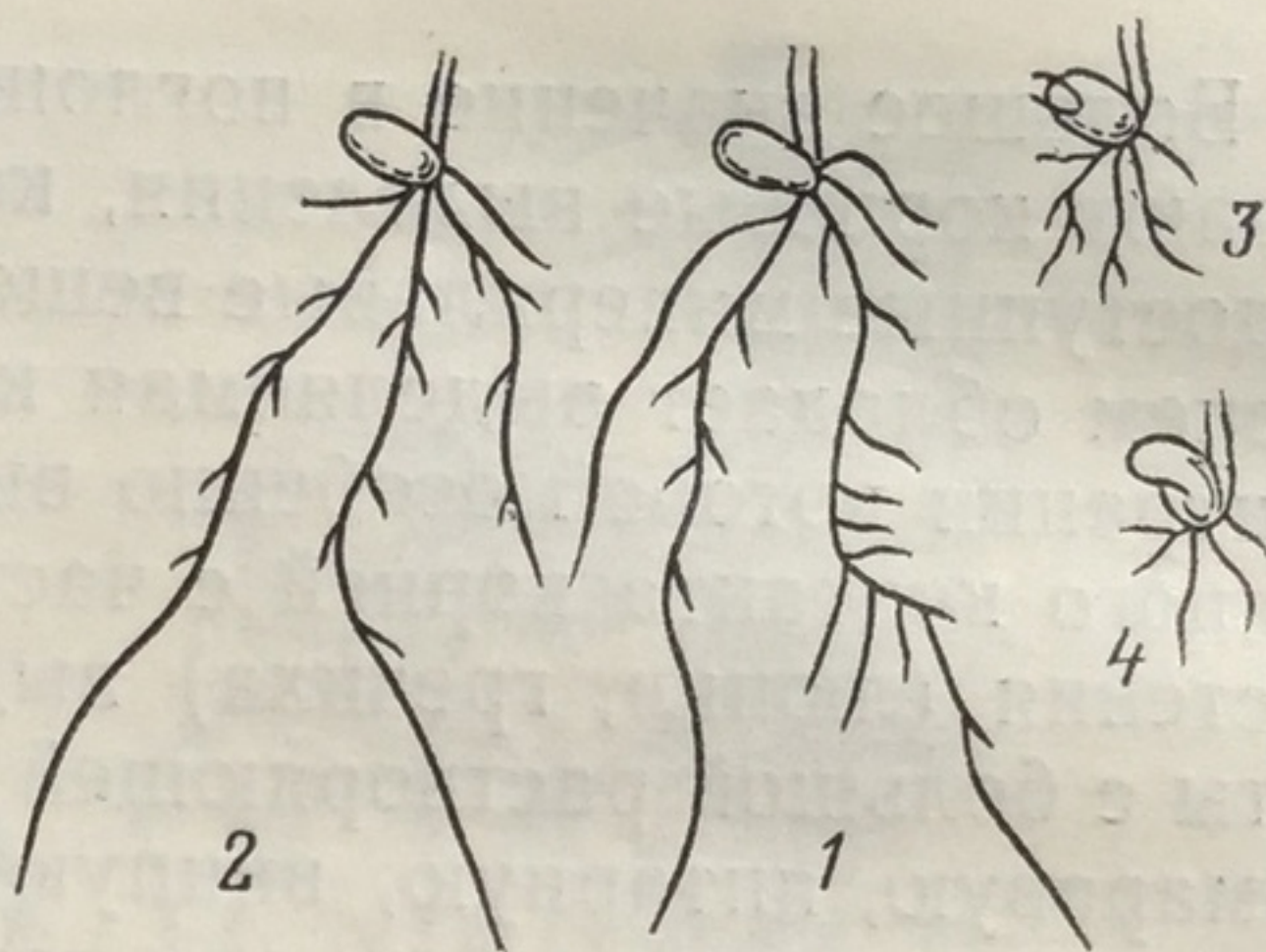


Рис. 11. Рост корней пшеницы:

1 — на вполне уравновешенном растворе ($\text{NaCl} + \text{KCl} + \text{CaCl}_2$); 2 — на не вполне уравновешенном растворе ($\text{NaCl} + \text{CaCl}_2$); 3 — на растворе CaCl_2 ; 4 — на растворе NaCl .

поверхность 1 см³ корней

чающая поглощающая поверхность

в % от общей

	32,9
4	43,5
0	43,3

рез 10—12 суток
ые корневые во-
азования корне-
ной клетки воз-

Большое значение в поглощении элементов питания играют корневые выделения, которые растворяют труднодоступные минеральные вещества. Растворяющим действием обладает выделяемая корнями углекислота, концентрация которой особенно высока в зонах непосредственного контакта корней с частицами почвы. Некоторые растения (люпин, гречиха) выделяют органические кислоты с большой растворяющей способностью (яблочную, фумаровую, янтарную, винную, щавелевую и др.), которые даже в незначительных концентрациях освобождают фосфорную кислоту из нерастворимых соединений. Кроме кислот, в корневых выделениях могут быть минеральные вещества (азот, фосфор, калий, кальций и др.), витамины (биотин, тиамин, пиридоксин, рибофлавин, аскорбиновая и никотиновая кислоты и др.), ферменты (амилаза, инвертаза, мальтаза, липаза, аспарагиназа, уреаза, тирозиназа, каталаза и др.), сахара и аминокислоты (аланин, лизин, лейцин, аспарагиновая, глутаминовая и др.). Корневые выделения обнаруживаются на всех этапах онтогенеза растений. Общая закономерность — увеличение с возрастом количества и состава выделений. Способность растений через корневые выделения возвращать в почву поглощенные элементы питания говорит о том, что растение не является пассивным потребителем минеральной и органической пищи из почвы, а выполняет роль активного регулятора элементов в круговороте веществ в природе. При суховее количество выделений увеличивается в 2—3 раза, а в результате уменьшения органических веществ у растений наблюдаются физиологические расстройства. Разные виды растений выделяют специфический набор веществ. Корневые выделения бобовых благоприятствуют росту злаков, а выделения томата тормозят рост капусты.

Корневые выделения являются благоприятной средой для микроорганизмов, которые располагаются как в прикорневой зоне, так и на самой поверхности корней. Такие микроорганизмы образуют ризосферную микрофлору, которая питается за счет корневых выделений и является специфичной для каждого вида растений. В процессе жизнедеятельности микроорганизмы переводят недоступные для растений соединения в легкодоступные, выделяют органические вещества типа ауксинов, стимулируя тем самым физиологическую деятельность корней. Одни бактерии, живущие свободно в почве, усва-



Рис. 12.

ивают азот из
элементом пит
бобовых расте
Многие микро
ство в почве и
Клубеньков
никают в корн
жаются, вызы
Обитая в них,
содержащие м
ются растение
бактерий неко
из воздуха до
го азота, усво
получено за с
Большая част
при благопри

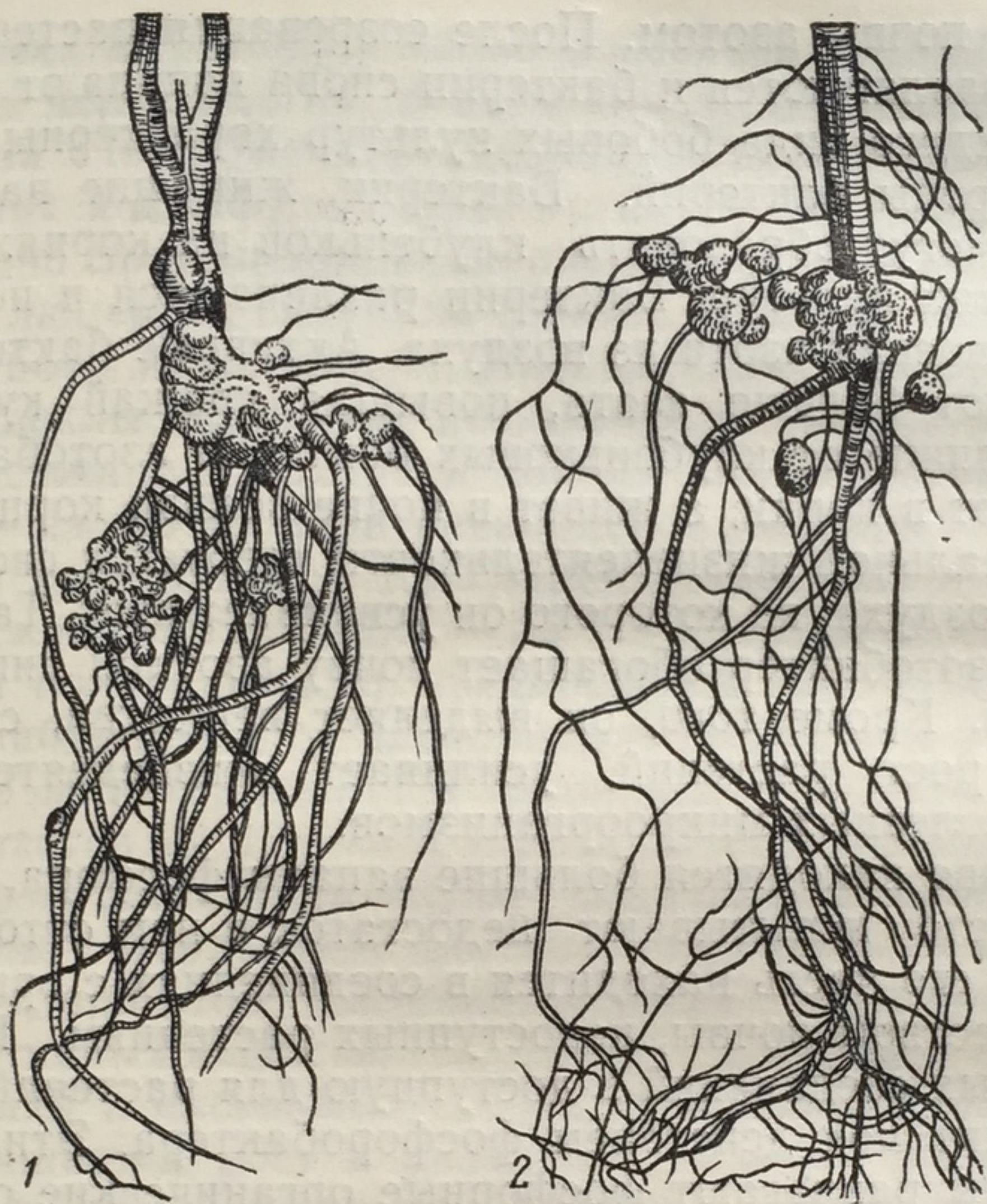


Рис. 12. Клубеньки на корнях бобовых растений:
1 — душистый горошек; 2 — соя.

ивают азот из воздуха и обогащают почву этим важным элементом питания растений. Другие живут на корнях бобовых растений и также усваивают азот из воздуха. Многие микроорганизмы разлагают органическое вещество в почве и переводят его в минеральные соединения.

Клубеньковые бактерии через корневые волоски проникают в корни бобовых растений, быстро там размножаются, вызывая образование клубеньков (рис. 12). Обитая в них, бактерии превращают азот воздуха в азотсодержащие минеральные соединения, которые усваиваются растением. За счет деятельности клубеньковых бактерий некоторые бобовые культуры могут усваивать из воздуха до 300 кг азота на 1 га. Считается, что из всего азота, усвоенного бобовыми растениями, две трети получено за счет клубеньковых бактерий из воздуха. Большая часть его вместе с урожаем увозится с поля, но при благоприятных условиях может происходить и обо-

гащение почвы азотом. После созревания растений клубеньки разлагаются и бактерии снова попадают в почву. Для каждого вида бобовых культур характерны определенные расы бактерий. Бактерии, живущие на корнях сои, не могут образовать клубеньков на корнях гороха или других культур. Бактерии различаются и по активности усвоения азота из воздуха. Активные бактерии накапливают больше азота, повышая урожай культуры.

В отличие от клубеньковых бактерий азотобактер не проникает в корни, а живет в почве вблизи корней. Для его нормальной жизнедеятельности требуется свободный доступ воздуха, из которого он усваивает азот. Таким образом, азотобактер обогащает почву азотной пищей для растений. Кроме того, он выделяет вещества, стимулирующие рост растений, усиливает жизнедеятельность других полезных микроорганизмов.

В почве находятся большие запасы фосфора, но растения часто испытывают недостаток в нем оттого, что большая его часть находится в соединениях с органическим веществом почвы, недоступных растениям. Перевод фосфорных соединений в доступную для растений форму происходит под действием фосфобактера. Эти микроорганизмы разлагают фосфорные органические соединения, освобождая фосфорную кислоту, которая в виде растворимых солей поглощается растениями. Силикатные бактерии нельзя считать специфичными, так как они разрушают почвенные минералы (алюмосиликаты), тем самым освобождая калий и другие элементы питания. Таким образом, в результате жизнедеятельности некоторых почвенных микроорганизмов увеличивается содержание доступных форм азота, фосфора и калия.

Кроме бактерий, в ризосферной почве поселяются грибы, которые играют большую роль в поступлении минеральных и органических веществ из почвы в растение. Для многих растений, особенно древесных, характерен тесный контакт с почвенными грибами и образование микоризы (грибокорня). Гифы гриба снабжают растение водой и азотом, который может усваиваться грибами из органических веществ; кислые выделения грибов способствуют растворению труднорастворимых соединений; ферменты, выделяемые грибами, расщепляют сложные органические соединения почвы и таким образом улучшают питание растений. От растения гриб получает углеводы и некоторые физиологически активные вещества.

Растения небольшую усваивать через листья. Исходит за счет обмена рез устьица и диффузии. ве основано применение клевера, люцерны, сахарных бора и молибденовыми свеклы фосфором вала содержания сахара калием — на 1,0%. При пшеницы азотом масса на 3 г, а количество белых результаты получают от риса молибденом, а от том в фазы трубкования увеличивается на 10—20% в производстве прак подкормок с обработкой тидами, при этом усиле чески активных веществ.

Сорняки и насекомый улучшает рост питание растений не м ограниченное значение

ФИЗИОЛОГИЧ ЭЛЕ

Минеральные вещества человеческого аппарата, белка, ферментов и, разом, фотосинтез, дние урожая и минерзанный процесс станых в растениях.

Почти все элементы живут и в растениях (азот, фосфор, калий, хлор), необходимых, и микроэлементов, ванадий, молибден, требующих), Каждый элемент

Растения небольшую часть элементов питания могут усваивать через листья. В этом случае поглощение происходит за счет обменной адсорбции, проникновения через устьица и диффузии через кутикулу. На этом свойстве основано применение внекорневой подкормки. Посевы клевера, люцерны, сахарной свеклы подкармливают растворами бора и молибдена. Внекорневая подкормка сахарной свеклы фосфором незадолго до уборки увеличивала содержание сахара в корнях на 1,3%, подкормка калием — на 1,0%. При внекорневой подкормке озимой пшеницы азотом масса 1000 зерен возрастала в среднем на 3 г, а количество белка — на 1—2%. Аналогичные результаты получаются от предпосевной обработки семян риса молибденом, а от внекорневой подкормки риса азотом в фазы трубкования и молочной спелости урожай увеличивается на 10—20 ц с 1 га. В сельскохозяйственном производстве практикуют совмещение внекорневых подкормок с обработкой посевов гербицидами и инсектицидами, при этом усиливается токсичность физиологически активных веществ.

Сорняки и насекомые гибнут, а у культурных растений улучшается рост и развитие. Однако внекорневое питание растений не может заменить корневое и имеет ограниченное значение.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ

Минеральные вещества входят в состав фотосинтетического аппарата, дыхательной цепи, центров синтеза белка, ферментов и других систем организма. Таким образом, фотосинтез, дыхание, рост, развитие, формирование урожая и минеральное питание — единый взаимосвязанный процесс становления цитоплазмы и ее производных в растении.

Почти все элементы, встречающиеся в почве, обнаруживаются и в растениях. Их подразделяют на *макроэлементы* (азот, фосфор, калий, сера, кальций, магний, натрий, хлор), необходимые организму в больших количествах, и *микроэлементы* (бор, цинк, марганец, медь, молибден, ванадий, кобальт, железо, кремний, алюминий), требующиеся растению в малых количествах. Каждый элемент выполняет определенные функции в

жизни растения. Недостаток любого из них вызывает нарушение жизнедеятельности растительного организма, замедляет или приостанавливает его рост и развитие. Поэтому необходимо познакомиться с физиологической ролью отдельных элементов питания.

Азот. Этот элемент входит в состав белков и нуклеиновых кислот. Белки в растении находятся в виде важных структурных компонентов цитоплазмы и ферментов. Нуклеиновые кислоты содержатся в ядре растительной клетки, цитоплазме и определяют наследственность организма. Важная роль азота связана и с тем, что он входит в состав хлорофилла, витаминов, липоидов, фосфатидов, алкалоидов, гликозидов и других органических соединений. В обмене веществ азот постоянно обновляется в составе конституционных и запасных веществ. Азот регулирует толщину клеточных стенок, продолжительность фаз формирования клеток, характер дифференциации и другие процессы. Содержание азота в растениях в среднем 3—5, а в белках 16—18% сухой массы. В онтогенезе количество азота увеличивается до цветения, а после цветения уменьшается за счет потребления созревающими плодами. Максимум азота содержится в зерне, меньше — в листьях и минимум — в стеблях. Из небелковых органических соединений азота в растениях исключительное место принадлежит аминокислотам, занимающим центральное положение во всем азотном обмене растений. Небелковые органические соединения встречаются преимущественно в вегетативных органах растений, содержание их относительно выше в ранних фазах развития растения. Общее содержание небелкового органического азота в вегетативных органах растений обычно составляет не более 20—25% общего количества азота в растении. При неблагоприятных условиях питания и недостатке калия, а также при недостаточном освещении содержание небелковых азотистых соединений значительно возрастает.

Кроме органических форм азота, в растении имеются неорганические соединения его в виде нитратов, нитритов и аммиака. Особенно большие количества нитратов накапливаются в некоторых диких растениях (марь, крапива и др.). Из культурных растений наиболее богаты нитратами листья свеклы, стебли картофеля, табака, гречихи. Содержание нитратов для одних и тех же видов растений сильно изменяется в зависимости от уров-

ня азотного питания. Недостаток азота приводит к нарушению переработки нитратов в аминокислоты. При избытке азота в растении накапливается нитратный азот. При внесении аммиачных удобрений в результате их действия на растительный организм кислот могут наблюдаться в результате их действия на растительный организм. В некоторых растениях в результате действия аммиачных солей могут наблюдаться нарушения. Нитриты могут накапливаться в растениях в количествах, достаточных для частичного анаэробного дыхания.

Недостаток азота приводит к слабому развитию растительных органов.

Усиление азотного питания растений приводит к ускорению роста и развитию растений, но в то же время относительно слабое развитие корневой системы растений часто приводит к задержке и неравномерному полеганию у злаков. В то же время усиление азотного питания способствует развитию грибными и бактериальными болезнями, снижая сопротивляемость растений патогенным микроорганизмам.

Фосфор. Это один из основных элементов питания растений. Фосфор входит в состав белков, которые участвуют в обмене веществ. Фосфор необходим для роста и развития растений. В семенах его в 3—5 раз больше, чем в вегетативных органах. Фосфор способствует повышению устойчивости растений к холодам, увеличивает накопление крахмала в картофеле. Фосфор обнаружен в нуклеиновых кислотах, витаминах, ферментах, сахарах, органических кислотах.

ния азотного питания и обеспеченности другими элементами питания; недостаток последних тормозит процесс переработки нитратов в органическую форму и ведет к повышенному накоплению их в растении. Аммиак накапливается при резких нарушениях обмена веществ в растении в результате патологических процессов, а также при внесении аммиачных удобрений на фоне недостаточного калийного питания. Аммиак оказывает токсическое действие на растительную клетку. В растениях с кислым клеточным соком аммонийные соли органических кислот могут накапливаться в значительных количествах в результате нормальных процессов, свойственных этим растениям. Вследствие высокого содержания свободных органических кислот возможность диссоциации аммиачных солей до аммиака почти исключается и тем самым устраняется вредное действие аммиака на растение. Нитриты могут быть обнаружены в незначительных количествах только у растений, находящихся в условиях частичного анаэробноза.

Недостаток азота вызывает задержку роста и очень слабое развитие растений, особенно листьев и генеративных органов.

Усиление азотного питания при достаточной обеспеченности растений другими элементами резко улучшает рост и развитие растений. Однако избыток азота при относительно слабом фосфатном и калийном питании растений часто приводит к отрицательным последствиям: задержке и неравномерности созревания, склонности к полеганию у злаков, большой поражаемости растений грибными и бактериальными заболеваниями, пониженной сопротивляемости растений неблагоприятным климатическим условиям.

Фосфор. Этот элемент входит в состав сложных белков, которые участвуют в процессах деления ядра. Фосфор необходим для дыхания и фотосинтеза растений. В семенах его в 3—6 раз больше, чем в стеблях. Хорошее питание фосфором повышает зимостойкость, засухоустойчивость, ускоряет развитие и созревание растений, увеличивает накопление сахара в свекле и винограде, крахмала в картофеле, жира в семенах подсолнечника. Фосфор обнаружен в таких органических веществах, как нуклеиновые кислоты, фосфолипиды, фосфатиды, ферменты, витамины, фитин. В растении он образует эфиры с сахарами, органическими кислотами и может содер-

жаться в неорганической форме. В обмене веществ фосфор является регулятором энергообмена, так как с присоединением фосфора к органическому веществу образуется макроэргическая связь, энергия которой используется для активирования молекул. Хорошее фосфатное питание ускоряет формирование корней, благоприятствует оттоку питательных веществ в плоды.

Источником фосфорного питания растений могут быть соли орто-, мета- и пирофосфорной кислот и органические фосфаты (сахарофосфаты и фитин). Лучшие из них — водорастворимые калиевые, натриевые, аммониевые, кальциевые и магниевые соли фосфорной кислоты. Двухзамещенные соли кальция и магния вследствие гидролиза также легко доступны для растений.

В растениях фосфор находится там же, где и азот. Оба эти элемента накапливаются в основном в репродуктивных органах и в тех органах, где идут интенсивные процессы синтеза органических веществ и клетки содержат много цитоплазмы.

Наиболее распространенными фосфорорганическими соединениями являются фосфатиды и нуклеопротеиды. Фосфатиды представляют собой конституционные составные части цитоплазмы и участвуют в создании ее структуры, в процессах проникновения и обмена веществ в клетках растений. Фосфатиды имеются во всех клетках растений, но накапливаются только в семенах, особенно в зародышах. Нуклеопротеиды — важнейшие в жизни растений фосфорные соединения, которые сохраняются растением даже при фосфорном голодании. Поэтому содержание в растении нуклеопротеидов довольно устойчиво. Только резкое изменение условий фосфорного питания может привести к изменению содержания в молодых растениях и даже в зерне нуклеопротеидов. Фосфаты по-разному влияют на скорость развития различных видов растений. При усилении фосфорного питания заметно ускоряют свое развитие лен, люцерна, томат, огурец, свекла. В ряде случаев отмечено благоприятное влияние фосфорных удобрений на качество урожая: повышение в урожае доли зерна и его крупности, увеличение сахара в свекле, крахмала в картофеле.

Наряду с фосфорорганическими веществами в растениях имеются и неорганические фосфаты, которые содержатся во всех живых клетках, даже в хромосомах. Количество неорганического фосфата может достигать в ли-

стьях 5% сухого вещества фосфата в стеблях молодых растений фосфорным фосфаты участвуют в клеточного сока и биологического времени фосфорного голода стеблей и листьев, не превращаются в

Калий. Превращение коллоидов цитоплазмы в присутствии калия. Калий повышает засухоустойчивость растений, улучшает переносимость этого элемента органами и тканями. Калий участвует в крахмала, сахара, углеводов, повышает прочность и уменьшает потерю воды. Калий улучшает испарение ассимилятов, способствует тургорному состоянию растений колеблется в листьях табака, шпината. При сопоставлении белковых веществ у различных растений известная корреляция держат 12—16% белковых веществ у растений — 25—30% калия меньше, чем у ячменя в корнях 0,33%. Повышение статку калия отличает подсолнечник, клевер

Источником калия являются минеральные растворимый калий в растениях по степени растворимости его фосфатов, мелкодисперсная способность растений при поглощении катиона переходят

стях 5% сухого вещества. Накопление неорганического фосфата в стеблях является показателем обеспеченности растений фосфорным питанием. Кроме того, неорганические фосфаты участвуют в создании буферной системы клеточного сока и биохимических реакциях. Поэтому во время фосфорного голодания приостанавливается рост стеблей и листьев, не образуются семена.

Калий. Превращение белков и углеводов, стойкость коллоидов цитоплазмы клеток обуславливаются присутствием калия. При хорошем калийном питании повышается засухоустойчивость, морозостойкость растений, улучшается передвижение питательных веществ и воды. Много калия в молодых органах. По мере старения растения этот элемент перемещается в растущие органы и ткани. Калий влияет на накопление в растении крахмала, сахара, участвует в азотном обмене и синтезе белка, повышает прочность стеблей, устойчивость к полеганию и уменьшает поражаемость грибными болезнями. Калий улучшает использование солнечной энергии и отток ассимилятов, снижает транспирацию и поддерживает тургорное состояние клеток. Содержание калия в растениях колеблется от 0,2 до 6,7%. Много калия в листьях табака, шпината, картофеля и грибах шампиньонах. При сопоставлении содержания в семенах калия и белковых веществ у большинства растений наблюдается известная корреляция. Так, семена зерновых злаков содержат 12—16% белка и 0,4—0,6% калия, а семена бобовых растений — 25—35% белка и 1,0—1,8% калия. В корнях калия меньше, чем в надземных органах. У выколовшегося ячменя в надземных органах калия 1,4%, а в корнях 0,33%. Повышенной чувствительностью к недостатку калия отличаются лен, табак, картофель, свекла, подсолнечник, клевер, люцерна, люпин, кукуруза.

Источником калия для растений являются калий силикатных минералов, обменный, или поглощенный, и водорастворимый калий. Калий силикатных минералов доступен растениям после выветривания, когда под действием углекислоты и воды минералы разлагаются до растворимых его форм. Такой калий находится в наиболее тонкой, мелкодисперсной фракции почвы. Легкая доступность растениям обменного калия обусловлена способностью его переходить в почвенный раствор. Так, при поглощении растениями калия новые порции этого катиона переходят из поглощенного состояния в почвен-

ный раствор. Водорастворимый калий представлен в почве различными солями: минеральными (нитраты, сульфаты, хлориды, карбонаты, фосфаты) и отчасти органическими (гуматы). Все они непосредственно усваиваются растениями. Проникая в клетку, калий локализуется в цитоплазме и особенно в вакуолях. В ядре и пластидах отсутствует. Наиболее богаты им меристематические ткани, мезофилл листа, ситовидные трубки, камбиальные, клеточки. В зерне злаков калий накапливается преимущественно в алейроновом слое и в зародыше. В эндосперме его очень мало. Присутствие калия в клетке обеспечивает активное состояние и высокую реакционную способность синтезирующих систем. Степень набухаемости плазматических коллоидов под влиянием калия резко возрастает, что является одним из важнейших моментов в действии этого элемента на растение, определяющих нормальное течение процесса обмена веществ в нем.

При калийном голодании наблюдается: завядание растения; резкое снижение фотосинтеза, хотя содержание хлорофилла не изменяется; прекращение превращения моносахаридов в более сложные формы углеводов — дисахариды и полисахариды; задержка синтеза белков, сопровождающаяся накоплением небелкового азота; повышение интенсивности протеолитического процесса (процесса распада белка), что создает особенно благоприятные условия для развития в тканях растений патогенных организмов — грибов и бактерий (мучнистая роса у ячменя и пшеницы, вилт у хлопчатника). Нормальное калийное питание повышает лежкость и транспортировку фруктов и овощей, выполненность зерна и его всхожесть. Сера. Этот элемент входит в состав белков и ферментов. Например, сульфгидрильная группа является активной функциональной частью кофермента, который действует как переносчик ацильных групп в процессах дыхания и синтеза жирных кислот. В процессе развития растений увеличивается содержание сульфатной серы и уменьшается количество белковой. Объясняется это тем, что с возрастом усиливается распад белковых тел. Накапливающиеся сульфаты связываются в виде солеобразных соединений и выключаются из цикла превращения серы. Кроме белка, серу содержат аминокислоты (цистин, цистеин, метионин) и эфирные масла (горчицное, чесночное). Большая часть серы в растении находится в виде солей серной кислоты, от которых изменяется

коллоид цитоплазмы (мин и биотин), являясь мин и биотин), являясь Сера, как и фосфор. Эфирные масла способны могут защищать от заболеваний. Среднее содержание серы в сухом веществе злаков, максимальное в растениях (клевер) находится в хлоропластах.

Источниками серы являются сульфаты кальция, магния. Количество серы в растении до 7,2%. Из белков сера отличается тем, что сера восстанавливается в серу и таурина. Метанол. Цистин включается в состав глутатиона, который играет роль в нем остатка цистина. Глутатион окисляется в глутатион. Глутатион, чем объясняется его роль в восстановлении. Сульфгидрильная группа является активной функциональной частью кофермента, который действует как переносчик ацильных групп в процессах дыхания и синтеза жирных кислот. В процессе развития растений увеличивается содержание сульфатной серы и уменьшается количество белковой. Объясняется это тем, что с возрастом усиливается распад белковых тел. Накапливающиеся сульфаты связываются в виде солеобразных соединений и выключаются из цикла превращения серы. Кроме белка, серу содержат аминокислоты (цистин, цистеин, метионин) и эфирные масла (горчицное, чесночное). Большая часть серы в растении находится в виде солей серной кислоты, от которых изменяется

Сульфгидрильная группа является активной функциональной частью кофермента, который действует как переносчик ацильных групп в процессах дыхания и синтеза жирных кислот. В процессе развития растений увеличивается содержание сульфатной серы и уменьшается количество белковой. Объясняется это тем, что с возрастом усиливается распад белковых тел. Накапливающиеся сульфаты связываются в виде солеобразных соединений и выключаются из цикла превращения серы. Кроме белка, серу содержат аминокислоты (цистин, цистеин, метионин) и эфирные масла (горчицное, чесночное). Большая часть серы в растении находится в виде солей серной кислоты, от которых изменяется

коллоид цитоплазмы. Витамины, содержащие серу (тиамин и биотин), являются агонимом ряда ферментов.

Сера, как и фосфор, регулирует энергообмен клеток. Эфирные масла обладают бактерицидными свойствами и могут защищать организм от грибных и бактериальных заболеваний. Среднее содержание серы в растениях 0,1—0,3% сухой массы. Минимальное содержание серы в злаках, максимальное — в бобовых и крестоцветных растениях (клевер 0,5, рапс 0,9%). Больше всего серы находится в хлоропластах (70% всей серы белков листа).

Источниками серы для питания растений являются сульфаты кальция, магния, калия, а на солонцах и натрия. Количество серы в растительных белках колеблется от 0,3 до 7,2%. Из белков злаковых культур высоким содержанием серы отличается авенин овса. В растении большая часть серы восстанавливается в основном до метионина, цистина и таурина. Метионина в белке находится от 0,5 до 5,0%. Цистин включает дисульфидную группу. В окислительно-восстановительных реакциях в растении большую роль играет трипептид глутатион благодаря присутствию в нем остатка цистеина, обуславливающего способность глутатиона окисляться в соответствующее дисульфидное производное, которое может обратно восстанавливаться в глутатион. Глутатион является переносчиком водорода, чем объясняется его важная роль наравне с аскорбиновой кислотой в происходящих в организме окислительно-восстановительных процессах.

Сульфгидрильной группе приписывается стимулирующее действие на рост животных и растений, под ее влиянием увеличивается число делений клеточного ядра, в отсутствие ее прекращается деятельность камбия. Глутатион содержится в меристематических тканях, репродуктивных органах, сосудистых пучках. Другими серосодержащими соединениями являются гликозиды, имеющиеся в растениях из семейств Капустные, Каперцовые, Резедовые, и антибиотики, в частности пенициллин. Отношение потребляемой серы к фосфору составляет примерно 1:2 у ржи и картофеля, 3:4 у пшеницы, ячменя, кукурузы, люцерны и клевера, 1:1 у проса, овса и свеклы, 2:1 у турнепса и капусты. Средние количества серы составляют около 10% всей золы, но у капусты достигают до 15%, у горчицы — до 14%, у редеды — до 18%. При созревании растений 60—80% всей усвоенной серы перемещается в семена.

При питании аммиачным азотом в растении накапливается больше белковой серы, чем при питании нитратным азотом.

При недостатке серы сокращается белковый синтез, накапливаются водорастворимые сахара, нитраты, крахмал, гемицеллюлозы, уменьшается количество горчичных масел, подавляется деятельность образовательных меристем. У злаков более чувствительны к недостатку серы корни, у бобовых и крестоцветных — зеленые части растения. Небольшое количество двуокиси серы (сернистый газ) в воздухе не вредит растительности. При повышенных количествах вред усиливается после дождей для растений молодых, широколистных и таких, у которых листья находятся ближе к поверхности земли. При насыщении атмосферы двуокисью серы 90% всей серы поглощается листьями люцерны. Наличие серы в пределах 0,5—1,5% не влияет на фотосинтез, при 1,5—1,7% не наблюдается вреда для растения, при 2% наблюдается хлороз и разрушение листьев на 90—95%. При устранивании двуокиси серы из воздуха происходит быстрый рост новых листьев и восстанавливается фотосинтез.

Кальций. Этот элемент необходим для нормального произрастания растений и развития их корневых систем. Большие количества этого элемента находятся в надземной части растения. В молодой растительной клетке он локализован в цитоплазме, а в старой — в клеточном соке. Кальций содержится в хромосомах для связывания ДНК с белком ядра, в рибосомах, хлоропластах и митохондриях для формирования и поддержания их структуры. Он образует нерастворимые соли ядовитых для растения щавелевой и пектиновой кислот, чем влияет на рост клеточных оболочек и их физико-механические свойства. Кальций регулирует кислотно-щелочное равновесие в клетке, изменяет коллоидное состояние цитоплазмы, увеличивая вязкость и снижая осмотическое давление. Среднее содержание кальция в растениях 1—2%. Больше всего кальция содержат бобовые растения. С возрастом у всех растений количество кальция увеличивается. По мере отмирания растений содержащийся в них кальций освобождается и в условиях сухого климата накапливается в виде карбонатов, сульфатов, хлоридов, нитратов и других неорганических солей; в почве накапливаются гуматы кальция. Растворимые соли кальция

(карбонаты, нитраты) поглощаются корнями листьев березы, ольхи, сосны — 2,1—2,9; корни кальций возвращает минеральными удобрениями или вымывает океаны.

Недостаток кальция при прорастании семян. Преобладающих в стеблях и стеблях растений задерживает развитие листового пятна, хлоротичность, филлозные растения (своего роста значительно) хлорофиллоносные растения на субстрате, кое преобладание в катионах при кальции делает среднее роста растений вследствие вредности. Вредность смягчается при увеличении в растворе. Поступление в течение периода нитратами содержание повышается.

В растениях кальций новой кислоты, оксалатов. Пектиновая кислота пластинки, цемента засолённых почвах содержащими удобрениями представлена хлорофиллом в растениях. Магний. Он входит в состав растений. Он участвует в окислении плазме магний св

(карбонаты, нитраты, хлориды) в значительной мере поглощаются корнями растений. Растения содержат следующее количество кальция (в % на сухое вещество): листья березы, ольхи, осины и дуба — 2,4—4,2; хвоя ели, пихты, сосны — 2,1—3,0; сено луговое, степное, клеверное — 1,1—2,9; корни овса, ржи, ячменя — 1,0—2,3. Часть кальция возвращается в почву с растительным опадом и минеральными удобрениями; часть его уносится с урожаем или вымывается в грунтовые воды, реки, моря, океаны.

Недостаток кальция начинает ощущаться уже при прорастании семян. В отличие от магния и фосфора, преобладающих в семенах, кальций скапливается в листьях и стеблях растений и необходим для нормального развития листового аппарата; при недостатке его рост листьев задерживается, на них появляются коричневые пятна, хлоротичность, и листья отмирают. Бесхлорофильные растения (растения-паразиты) требуют для своего роста значительно меньше кальция, чем зеленые. Хлорофиллоносные растения, а грибы хорошо развиваются на субстрате, совершенно лишенном кальция. Резкое преобладание в питательном растворе одновалентных катионов при относительно низком содержании кальция делает среду малопригодной для нормального роста растений вследствие ее физиологической неуравновешенности. Вредное влияние водородного иона также смягчается при увеличении концентрации иона кальция в растворе. Поступление кальция в растение происходит в течение периода активного роста. При питании растений нитратами содержание кальция в их тканях резко повышается.

В растениях кальций находится в форме солей пектиновой кислоты, оксалатов, карбонатов, фосфатов, сульфатов. Пектиновая соль кальция входит в состав срединной пластинки, цементируя ее. В растениях, выросших на засоленных почвах или на почвах, заправленных хлорсодержащими удобрениями, значительная часть кальция представлена хлоридами. От 20 до 65% всего содержащегося в растении кальция растворимо в воде.

Магний. Больше всего магния находится в цветках растений. Он входит в состав хлорофилла (2,89%) и участвует в окислительно-восстановительных процессах. Обнаружен в пектиновых веществах и фитине. В цитоплазме магний связан с белками и поддерживает кол-

лоидно-химические свойства органоидов клетки в нормальном состоянии. Немного магния имеется в клеточном соке. Этот элемент активирует ферменты процессов дыхания и брожения, синтеза нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов, передвижения углеводов, образования белков и жиров. Поскольку магний передвигается вместе с фосфором, то его называют спутником фосфора. Среднее содержание магния в растениях 0,5—1,0%. Много его в бобовых и картофеле, мало в зерновых. У зерновых магний локализован в зерне, у свеклы — в листьях, у картофеля — в ботве.

Магний поглощается растением в виде сульфатов, хлоридов, карбонатов (легкодоступных) и силикатов, алюмосиликатов (труднодоступных).

При магниевом голодании повышаются окислительные процессы, активность пероксидазы, а содержание восстановленной аскорбиновой кислоты и инвертного сахара уменьшается. Резко увеличивается содержание воды в растениях, сопровождаемое повышенной ломкостью листьев.

В растениях магний находится в трех состояниях: в связанной форме в цитоплазме; в молекуле хлорофилла; в свободном виде или в форме неорганических солей в клеточном соке. В первую очередь растение использует магний для построения цитоплазмы и других веществ, необходимых для роста и развития, а затем для образования хлорофилла.

Натрий. Содержание этого элемента в растениях колеблется в широких пределах (от 0,001 до 4% сухой массы растений). Особенно богаты натрием приморские и солончаковые растения. Из полевых культур наиболее богаты натрием свекла, кормовая морковь, цикорий, турнепс. В значительных количествах натрия содержится также в вегетативных частях вики, рапса, горчицы, а из злаков — в ячмене и овсе. Положительно реагируют на внесение натрия свекла, люцерна, капуста, репа, турнепс. Несомненно, натрий является физиологически важным элементом для всех видов свеклы. Если содержание натрия в большинстве культурных растений колеблется в пределах 0,05—0,3% сухого вещества, то для кормовой свеклы оно составляет 4,8% в листьях и 2,0% в корнях, а для сахарной свеклы — 3,0% в листьях и 0,4% в корнях. Натрий в питании играет как бы двойную роль: он может выполнять некоторые функции калия и является

элементом, необходимым для оптимального роста и развития. Такое отношение свеклы к натрию обусловлено происхождением этой культуры от дикого галофитного предка, произраставшего на приморских засоленных почвах. В результате длительного приспособления к условиям среды свекла не только стала менее чувствительной к замещению части калия натрием, но этот элемент стал необходим для ее нормального роста и развития. Аналогичное явление наблюдается у многих морских растений, для которых натрий также необходим.

Хлор. Хлориды, как и сульфаты, являются основными солями почвенных растворов засоленных почв. Избыток хлоридов отрицательно сказывается на качестве урожая многих растений: у табака снижается горючесть листьев, у картофеля — крахмалистость клубней; у пряильных растений ухудшается качество волокна; у винограда, плодов и овощей увеличивается кислотность и уменьшается сахаристость. Накопление в растениях большого количества хлор-иона приводит к увеличению процента влаги в растениях, разбуханию клеток и повышению кислотности сока, подавлению активности ферментов, накоплению органических кислот, задерживается развитие растений, уменьшается содержание хлорофилла и фосфора, усиливается поглощение кальция и аммиака. Лен, картофель, гречиха, люпин, табак, сегаделла, смородина, щавель страдают от избытка хлора и кальция. Сахарная свекла отличается выносливостью к хлоридам. Хлопчатник в условиях карбонатных почв Средней Азии сравнительно малочувствителен к хлоридам. Чувствительны к хлоридам citrusовые, персик и клевер.

Бор. При его отсутствии отмирают точки роста в результате углеводного голодания; нарушается деятельность камбия, деление и дифференциация тканей в элементы ксилемы и флоэмы; отмирает проводящая система; прекращается отложение лигнина в элементах ксилемы. Бор регулирует синтез нуклеиновых кислот, особенно в точках роста, влияет на содержание АТФ и интенсивность дыхания. Нормальное питание бором способствует лучшему развитию плодов и семян, увеличивает их урожай. Бор также необходим растениям для превращений белков и углеводов. Наиболее требовательны к бору бобовые культуры и корнеплоды. Он необходим для развития клубеньков на корнях бобовых.

Отсутствие бора сказывается отрицательно на формировании репродуктивных органов. Бор необходим растениям в течение всего периода их жизни. При усилении фосфатного питания потребность растений в боре возрастает. При избытке бор ядовит для растений. Водорастворимые соединения бора в почвах составляют обычно от 3 до 10% общего его количества и постепенно возрастают в направлении с севера на юг, достигая наибольших величин в солончаках.

Цинк. Этот элемент в

Цинк. Этот элемент входит в состав окислительно-восстановительных ферментов, участвует в превращении веществ, содержащих сульфгидрильную группу, в фосфорном, углеводном и белковом обменах. Регулирует содержание РНК и ДНК. Повышает продуктивность фотосинтеза, смягчает полуденную и возрастную депрессию фотосинтеза.

При недостатке цинка растения не образуют семян из-за стерильности яйцеклетки, у них снижается содержание хлорофилла и интенсивность фотосинтеза. Растения плохо развиваются, останавливаются в росте, заболевают. Снижается активность алкогольдегидрогеназы, глутаматдегидрогеназы, лактатдегидрогеназы, НАДФ·Н₂ и НАД·Н₂, увеличивается содержание редуцирующих сахаров и уменьшается количество сахарозы и крахмала. Увеличивается поступление фосфора в растение, причем доля неорганического фосфата больше, чем органического. Это свидетельствует о нарушении процесса окислительного фосфорилирования, т.е. того процесса, при котором происходит аккумуляция энергии в растении. Увеличивается содержание амидов и свободных аминокислот: аспарагиновой, лизина, гистидина, аргинина, серина, треонина, аланина, фенилаланина, валина и лейцина, и уменьшается количество цитрулина и этаноламина вследствие нарушения синтеза белка и усиления его распада. С усилением азотистого питания недостаток цинка усиливается, так как он находится в корнях в виде лабильных металлоорганических комплексов и при обильном азотном питании задерживается корнями. Среднее содержание цинка в растениях от десяти-сотых до тысячных, а иногда до сотых долей процента от сухого вещества. Чаще всего страдают от цинкового голодания плодовые и citrusовые деревья, а также грецкий орех и тунговое дерево. Марганец. Этот элемент

Мanganese. Этот элемент участвует в процессе вы-

деления кислорода
мент, катализиру
из пировиноградн
фиксацию углекис
шает обмен фосфо
белкового азота.
ного азота марган
телем, а при усв
телем. В обоих сл
в растении возраст
важнейших окисл
в частности в дыха
ется на почвах с н
на кислых почвах
тивно участвует в
ферментов, способ
нитриты и образов
бытка марганца у
цветков и возраст
марганец находятс
и передвигается в
нец локализован
симальное количес
стах и митохондри
ставлен главным о
до 5% его связан
Марганец связан
мой пшеницы, куку
суммарно выделе
В белках семян гр
и подсолнечника м
особенно заметно
ры — вишня, череш
левых культур — с
Медь. Большо
оксидаз, участвую
один из факторов
синтеза белка в р
азотом недостаток
при питании нитра
ние аниона азотно
вает содержание с
ний — фосфатидов
влияет на образов

деления кислорода при фотосинтезе. Он входит в фермент, катализирующий образование яблочной кислоты из пировиноградной и перекиси водорода; обуславливает фиксацию углекислого газа зеленым растением; повышает обмен фосфора, РНК и ДНК и увеличивает синтез белкового азота. При поглощении растением нитратного азота марганец оказывается сильным восстановителем, а при усвоении аммиачного — сильным окислителем. В обоих случаях синтез органического вещества в растении возрастает. Марганец принимает участие в важнейших окислительно-восстановительных процессах, в частности в дыхании. Содержание марганца уменьшается на почвах с нейтральной реакцией и увеличивается на кислых почвах и при переувлажнении. Марганец активно участвует в фотолизе воды, является агонем ряда ферментов, способствующих восстановлению нитратов в нитриты и образованию аминокислот. Под влиянием избытка марганца у конопли снижается процент женских цветков и возрастает количество мужских. В растении марганец находится в структурно-связанном состоянии и передвигается в основном по флоэме. В клетке марганец локализован преимущественно в цитоплазме. Максимальное количество марганца отмечается в хлоропластах и митохондриях. В хлоропластах марганец представлен главным образом ионной или хелатной формой, до 5% его связано с белковой строимой хлоропластов. Марганец связан с белками проламинами у семян озимой пшеницы, кукурузы, а также входит в состав белков, суммарно выделенных из листьев сахарной свеклы. В белках семян гречихи, гороха, фасоли, люпина, льна и подсолнечника марганца нет. На недостаток марганца особенно заметно реагируют плодово-ягодные культуры — вишня, черешня, слива, яблоня и малина, а из полевых культур — свекла, овес, картофель.

Медь. Большое значение имеет медь как агон для оксидаз, участвующих в дыхании и фотосинтезе, и как один из факторов ассимиляции минерального азота и синтеза белка в растениях. При питании аммиачным азотом недостаток меди тормозит образование белка, при питании нитратным азотом ослабляет восстановление аниона азотной кислоты до аммиака. Медь увеличивает содержание сложных фосфорорганических соединений — фосфатидов и нуклеопротеидов. Положительно влияет на образование витаминов В и С, необходима для

синтеза хлорофилла и повышает его устойчивость. Способствует передвижению органических веществ в растении, ускоряет развитие растений, повышает засухо- и солеустойчивость растений. Влияет на углеводный и белковый обмены в растениях, увеличивает их устойчивость к грибным заболеваниям. При медном голодании медь из старых листьев очень медленно передвигается к молодым, растущим тканям, поэтому новые листья развиваются плохо и отмирают. При сильном недостатке меди злаковые культуры усиленно кустятся, приостанавливают рост, кончики листьев белеют и засыхают, а растения погибают. У сахарной свеклы и овса при медном голодании интенсивность дыхания снижается, а у кок-са-гыза увеличивается; у кукурузы снижается содержание РНК, а у бобовых — активность фермента нитратредуктазы. В растениях содержится меди обычно от 3 до 15 мг на 1 кг сухого вещества. Много ее в отрубях пшеницы. Почти вся медь листа локализована в хлоропластах, она задерживает процесс физиологического старения пластид и тем самым способствует удлинению жизнедеятельности листа.

фиксаторами ослабе
нитратов в растений
нях растения и норм
шается, содержание
Молибден необх
бобовых ра

фиксаторами ослабевают; задерживается восстановление нитратов в растениях, происходит накопление их в тканях растений и нормальный ход белкового обмена нарушается, содержание белка уменьшается.

Молибден необходим для нормального роста и развития бобовых растений при выращивании их на аммиачном источнике азота. Наиболее чувствительными к недостатку молибдена культурами являются: люцерна, клевер, капуста цветная и кочанная, салат, шпинат, томат, горох, сераделла, люпин, сахарная свекла, хлопчатник и др.

Ванадий. Имеются данные, что ванадий усиливает рост растений и повышает урожай, участвует в процессе фотосинтеза, особенно в световых реакциях, стимулирует фиксацию атмосферного азота клубеньковыми бактериями.

Кобальт. Этот элемент катализирует фиксацию свободного азота бобовыми растениями, повышает засухоустойчивость растений и содержание в них АТФ. Кобальт является катализатором в процессах дыхания и фотосинтеза, а также в углеводном обмене. Входит в состав витамина B_{12} и повышает содержание витамина С. Влияет на синтез каротина и на снижение полуденной депрессии фотосинтеза. Участвует в синтезе белка и восстановлении нитратов. Ускоряет цветение растений.

Железо. Этот элемент входит в состав гемсодержащих ферментов. Он может выступать в роли электронного посредника между белком и окисляемым веществом, участвует в синтезе витаминов, хлорофилла, хлоропластов, в восстановлении углекислого газа при фотосинтезе. Содержится железо в растениях в сотых долях процента по отношению к сырой массе. Оно играет большую роль в окислительно-восстановительных процессах в растениях, в результате чего переходит из окисной формы в закисную и обратно. Железо малоподвижно, так как находится в комплексе с высокомолекулярными соединениями. Является активатором ферментов углеводного обмена и необходимым элементом для синтеза витамина B_{12} .

При недостатке железа тормозится цветение растений. Наиболее чувствительными к недостатку железа являются плодовые деревья — яблоня, груша, слива, персик, цитрусовые; ягодные растения — малина, виноград; полевые культуры — люпин, капуста, картофель, томат,

овес, кукуруза. У однолетних растений чувствительность к недостатку железа проявляется в меньшей степени, чем у многолетних травянистых и древесных.

Кремний. Содержание кремния в соломе злаковых культур колеблется от 1,3 до 3,6%, в семенах злаковых и бобовых культур — от 0,01 до 0,08%, поднимаясь в пленках зерен и остях соответственно до 5 и 8,6%; в клубнях картофеля и корнеплодах — от 0,01 до 0,03%; в золе соломы и листьев злаков — от 30 до 70%. В отличие от высокоподвижных анионов (хлор, нитрат), задерживающих при высокой их концентрации поступление в растение анионов фосфорной кислоты, анионы кремниевой кислоты, отличаясь пониженной способностью проникать через растительные мембраны, наоборот, усиливают поступление в растения анионов фосфорной кислоты. Положительное значение солей кремнекислоты связано с их общим влиянием на физиологическую уравновешенность питательной среды. Кремнекислота обладает защитным действием против вредного влияния на растение гидрата окиси алюминия, образующегося в почве в результате образования ферриалюмосиликатов, быстро выпадающих в осадок.

Алюминий. Подавляя нитрификацию, соли алюминия стимулируют деятельность в почве аммонифицирующих организмов. Алюминий как трехвалентный (легко адсорбируемый) катион, проникая в растения, задерживается главным образом в корнях, что ослабляет его вредное действие. Анионы фосфорной кислоты связывают алюминий в малоподвижные соединения (фосфаты алюминия) не только в почвах, но еще более в корнях растений. Относительный избыток в растениях алюминия отрицательно влияет на обмен веществ. Он понижает содержание в растениях сахаров, задерживает превращение моносахаров в сахарозу и в более сложные органические соединения. Задерживается переход азота в белковые соединения, и накапливаются в растениях небелковые формы азота. Замедляется образование фосфатов и нуклеопротеидов. Понижается способность у растений к закладке генеративных органов, оплодотворению, наливу зерна, что значительно снижает продуктивность растений. Алюминий повышает засухо- и солеустойчивость растений через увеличение количества связанной воды, повышение вязкости цитоплазмы.

По степени чувствительности к алюминию растения

подразделяются на
тельные — клевер, кр
люцерна, горчица,
пшеница и рожь (в
лишь в процессе пер
горох, томат, лен, п
фасоль, яровая пш
ные — люпин, чумиз
пшеница; высокоус
овес. Чувствительны
отличаются более в
возрасте. С увеличе
тений к алюминию

Антагонизм
тов проявляются в
который имеет мест
веществ, так и при
посредственно в ли
очень верно охарак
что соотношение от
ется более важным
ствие между азотом
независимо от вида
для избежания ант
соотношение N, P
для риса — 1 : 0,7 :
содержание фосфо
азота, происходят
нии кальция и маг
калию, содержание
азота в большинст
кальция и магния
возрастает, но с во
ется. Взаимоотно
могут изменять ра
этом главную ро
микроэлементов в
азотом. При избы
ется недостаток м
ные виды плодови
к недостатку мик
точности чаще во
При высоких доз
леза, а при недо

подразделяются на следующие группы: *весьма чувствительные* — клевер красный, сахарная и столовая свекла, люцерна, горчица, ячмень, морковь, капуста, озимая пшеница и рожь (высокую чувствительность проявляют лишь в процессе перезимовки), *среднечувствительные* — горох, томат, лен, подсолнечник, кукуруза, просо, репа, фасоль, яровая пшеница, турнепс; *малочувствительные* — люпин, чумиза, гречиха, картофель, рожь, озимая пшеница; *высокоустойчивые* — тимopheевка луговая и овес. Чувствительные к алюминию культурные растения отличаются более высоким его поглощением в молодом возрасте. С увеличением возраста чувствительность растений к алюминию уменьшается.

Антагонизм ионов. Взаимоотношения элементов проявляются в растении в виде антагонизма ионов, который имеет место как при поглощении питательных веществ, так и при их передвижении и превращении непосредственно в листьях. Значение антагонизма ионов очень верно охарактеризовал Кенуорти, указав на то, что соотношение отдельных питательных веществ является более важным, чем их концентрация. Взаимодействие между азотом, фосфором и калием проявляется независимо от вида растений, и более благоприятным для избежания антагонистического действия считается соотношение N, P и K для древесных, равное 2:1:3,4, для риса — 1:0,7:0,7. Аналогично тому, как изменяется содержание фосфора и калия при варьировании уровня азота, происходят определенные изменения в содержании кальция и магния. В противоположность фосфору и калию, содержание которых при высоких концентрациях азота в большинстве случаев уменьшается, содержание кальция и магния в листьях с повышением уровня азота возрастает, но с возрастанием поступления калия снижается. Взаимоотношения между микроэлементами также могут изменять равновесие питательных элементов. При этом главную роль играет зависимость концентрации микроэлементов в листьях от обеспеченности растений азотом. При избыточном азотном питании обнаруживается недостаток марганца, цинка, меди и бора. Различные виды плодовых обладают разной чувствительностью к недостатку микроэлементов, причем симптомы недостатка чаще всего проявляются у яблони и персика. При высоких дозах фосфора возрастает содержание железа, а при недостатке азота, фосфора и магния в почве

повышается концентрация бора в листьях винограда. Усиленное кальциевое питание снижает содержание бора, цинка и алюминия, но повышает концентрацию молибдена.

Несмотря на то что многие элементы влияют на сходные функции в жизни растения, каждый из них имеет и свою специфику. Поэтому нельзя один элемент заменить другим, даже близким ему по свойствам.

ПОГЛОЩЕНИЕ ИОНОВ КОРНЕВЫМ ВОЛОСКОМ

Минеральное питание — важнейший процесс, влияющий на рост и развитие растений. Изучение его необходимо для разработки научных основ системы удобрения и агротехнических мероприятий, направленных на повышение урожайности.

Корни растения поглощают элементы питания и воду из почвы. Хотя минеральные вещества растворены в воде, растение поглощает их не вместе с ней. Поглощение воды семенами основывается на гидрофильности биокolloидов клетки, а ионов — на образовании лабильных соединений цитоплазмой. Таким образом, эти процессы не зависят друг от друга. Это обуславливает отсутствие прямой связи между количеством транспирированной растениями воды и количеством солей, поглощенных из почвенного раствора; возможность одновременного движения ионов солей и воды через корни в противоположных направлениях; способность корней усваивать ионы из коллоидных частиц почвы, несущих на себе ионы в адсорбционно-связанном состоянии.

Процесс поглощения элементов питания клеткой начинается с участия в нем клеточной оболочки, у которой имеются межмембранные свободные пространства, образующие единую гидростатическую систему растения для пассивного поглощения и передвижения воды и ионов. Кроме того, гидростатическая система представляет собой как бы своеобразную лимфатическую систему растения, которая омывает каждую клетку и с эволюционной точки зрения необходима для поддержания постоянства среды для всех клеток организма. Первичные клеточные стенки по химическому составу очень сложны. В них входят целлюлоза, гемицеллюлозы, полигалакту-

ронины и белки. Клеточной стенке поверхность со стороны карбоксильных групп обратная адсорбция являющаяся в том числе количеством тех ионов при изменении их при изменении элементов минеральной мембраны цитоплазматическую мембрану цитоплазматическое взаимодействие влияет их пассивно.

Цитоплазма свойств и метаболизма, метаболизма сенных через мембраны. Согласно современным представлениям мембраны являются сложившимся к образованию многих малую толщину и количество специализированных и ферментов катионы, стабилны. Молекулярная в довольно широкой перестройкой клеток мембраны, белки, способные к своим функциям могут быть обусловлены физическими причинами. Подвергаясь воздействию мембран, мембраны и способные к воздействию питательных веществ в них протекают и в

рони́ды и белки. Они формируют тонкую архитектуру клеточной стенки, образуют большую внутреннюю поверхность со значительной химической активностью за счет карбоксильных, аминных и других групп, способствующих обратимому связыванию ионов и молекул. Такая адсорбция является первичным актом концентрирования веществ, поглощаемых из очень разбавленных растворов, в том числе и из почвенного. Адсорбируя какое-то количество тех или иных ионов и вновь освобождая их при изменении рН и заряда, клеточная оболочка служит своеобразным ионообменником. Благодаря ему элементы минерального питания попадают на цитоплазматическую мембрану, представляющую поверхностную структуру цитоплазмы, которая вступает в первичное взаимодействие с поглощаемыми веществами и осуществляет их пассивный и активный транспорт в клетку и из нее.

Цитоплазма же за счет своих полиэлектролитных свойств и метаболических процессов участвует в связывании, метаболизации и дальнейшем транспорте перенесенных через мембраны веществ.

Согласно современным представлениям, цитоплазматические мембраны являются очень сложными эволюционно сложившимися структурами, способными к выполнению многих биохимических функций. Несмотря на малую толщину (10 нм), мембрана содержит большое количество специфических липидов, углеводов, структурных и ферментных белков, РНК, воду и двухвалентные катионы, стабилизирующие всю эту сложную структуру. Молекулярная структура мембран может меняться в довольно широких пределах. Изменения вызываются перестройкой как липидного, так и белкового компонентов мембраны, так как в ее состав входят сократительные белки, способные подвергаться значительным превращениям свою форму. Такие перестройки форм белков могут быть обусловлены физико-химическими и метаболическими причинами, которые лежат в основе метаболической регуляции структуры мембран в живой клетке. Подвергаясь перестройкам, эти белки изменяют структуру мембран, меняют ее ферментативные и другие свойства и способность к связыванию определенных молекул. Следовательно, за проницаемость и поглощение элементов питания в клетке ответственны процессы, которые протекают и в мембранах, и в цитоплазме: диффузия,

адсорбция и метаболический перенос веществ против электрохимического градиента.

При «перекачке» избытка ионов из цитоплазмы в вакуоль наблюдается пассивное, диффузное поступление в цитоплазму элементов питания через поры в мембранах. Диффузия — физический процесс перемещения молекул под действием энергии теплового движения. Это перемещение совершается всегда по градиенту концентрации. В жидкости имеется определенный порядок в расположении молекул, обусловленный их взаимодействием между собой. Когда одна молекула меняет место, происходит перегруппировка соседних молекул до тех пор, пока каждая молекула не займет энергетически наиболее выгодное положение. Отсутствие взаимодействий дальнего порядка, свойственного кристаллам, обуславливает наличие пустот в расположении молекул. Увеличение температуры способствует увеличению числа пустот. Молекулы, находящиеся вблизи этих пустот, оказываются в ином энергетическом состоянии, чем другие молекулы жидкости, и могут при наличии соответствующей энергии изменить свое положение, перескочив в пустоту и перейдя при этом в новое энергетическое равновесное состояние. Однако любая перескочившая молекула вновь оставляет после себя пустоту, которая может быть занята соседними молекулами. Такое перескакивание молекул, увеличивающееся при повышении температуры, определяет возможность физического процесса диффузии. Диффузия вещества, растворенного в жидкости, происходит аналогичным образом. Молекулы растворенного вещества, совершая непрерывные беспорядочные перескоки, постепенно распределяются равномерно во всем объеме. Диффузия элементов питания осуществляется в гидростатической системе клеточных оболочек и мембранных порах при наличии градиента концентрации. Если размер поры очень мал, то гидратные оболочки полярных молекул (сольватные для ионов), слагающих пору, смыкаются, образуя барьер для диффузии.

При прохождении веществ в цитоплазму существенную роль играют *поверхностные адсорбционные процессы*, которые, как показали Д. А. Сабинин (1940, 1955) и И. И. Колосов (1962), являются первичным актом поглощения. В основе адсорбции лежат различные силы — от ван-дер-ваальсовых до химического взаимодействия молекул с поверхностью, в результате которого наблюда-

ется концентрация на поверхности раздела активности. Различают адсорбцию, полярную адсорбцию или ионный обмен.

В физической адсорбции молекулы обусловлены или с жестким диполем, или кими или индуцированными водородными связями полярными молекулами.

Полярная адсорбция ионов — характерна для ионов — характерна для сил взаимодействия.

Для хемосорбции характерны связи между молекулами. Эти связи действуют на расстоянии, чем дальнее действующая сила. Хемосорбция характеризуется высокой энергией активации.

Существенное участие принимает один из процессов обмена, в результате которого образуются места с повышенной концентрацией ионов. Связи образуются в количествах. Если образуются водородные или гидрофобные адсорбционные связи. Ионно-сорбционные процессы в биологической цитоплазме представляют собой ионы, имеющие заряд, который противоположен заряду ионной оболочки. Цитоплазматическая мембрана разделяет состав которых входят группы, имеющих сходные свойства. Фракция мембран калия, натрия, кальция.

ется концентрация молекул растворенного вещества на поверхности раздела фаз, обладающих поверхностной активностью. Различают физическую, или неполярную, адсорбцию, полярную адсорбцию (адсорбцию электролитов или ионный обмен) и хемосорбцию.

В физической адсорбции участвуют силы межмолекулярных ван-дер-ваальсовых взаимодействий. Эти силы обусловлены или ориентационным эффектом молекул с жестким диполем, или индукционным эффектом с жесткими или индуцированными диполями. К этому типу сил относятся водородная связь и взаимодействие между неполярными молекулами.

Полярная адсорбция — адсорбция заряженных частиц или ионов — характеризуется электростатическими силами взаимодействия между адсорбентом и адсорбтивом.

Для хемосорбции характерны ковалентные и координационные связи между взаимодействующими веществами. Эти связи действуют на более коротких расстояниях, чем дальнедействующие электростатические и ван-дер-ваальсовые силы. Хемосорбционные силы отличаются высокой энергией активации.

Существенное участие в поглощении элементов питания принимает один из видов полярной адсорбции — ионный обмен, в результате которого свободные ионы обмениваются местами с одноименно заряженными сорбированными ионами. Обмен протекает в эквивалентных количествах. Если обмениваемыми ионами служат ионы водорода или гидроксиды, то изменяется pH среды. Обменная адсорбция протекает медленнее, чем физическая. Ионно-сорбционные взаимодействия широко распространены в биологических системах. Многие компоненты цитоплазмы представляют собой заряженные молекулы или имеют заряженные группы, которые, адсорбируя противоположно заряженные ионы, формируют вокруг себя ионную оболочку, величина которой зависит от состояния молекулы, pH раствора и его ионного состава. Цитоплазматические мембраны представляют собой по поверхности раздела фаз, образованные соединениями, в состав которых входит большое количество заряженных групп, имеющих сольватную оболочку, способную обмениваться ионами с окружающей средой. Микросомная фракция мембран интенсивно связывает ионы водорода, калия, натрия, кальция, магния и цинка.

Однако одних физико-химических процессов недостаточно для поглощения веществ живой клеткой, особенно при широко распространенном в живых системах явлении — поглощении веществ против градиента концентрации, или электрохимического градиента. В этом случае ведущая роль принадлежит метаболическим процессам, составляющим основу активного переноса веществ через мембраны. Активный перенос ионов через мембраны отличается от предыдущих процессов тем, что функционирует за счет энергии обмена веществ, поставляемой в виде макроэргических связей и расходуемой на перемещение веществ против градиента концентрации, или электрохимического градиента.

А. Л. Курсанов (1962) расшифровал ряд процессов первичной метаболизации поглощаемых соединений. Например, кислоты цикла Кребса служат метаболическими акцепторами аминокрупп. Акцептируя аминокруппы, они переносят их в виде аминокислоты по растению. Аминокруппа может включаться в различные метаболические процессы: переаминирование, синтез белков и др. Анион фосфорной кислоты, включаясь в фосфолипиды и нуклеопротеиды, переносится на сахара. При переходе в ксилему он освобождается и передвигается по сосудам в виде неорганического фосфата. Меченые аланин и глютаминовая кислота поглощаются корнями без расщепления и быстро включаются в пептиды.

По мнению многих

По мнению многих авторов, мембранными переносчиками оказываются лецитины, белки, хелаты и РНК. Они могут диффундировать, вращаться, скользить и передвигаться в порах цитоплазматических мембран. Диффундирующий переносчик по одну сторону мембраны связывается с ионом, образуя лабильный комплекс, и диффундирует к другой стороне мембраны, где распадается, и переносимый ион попадает в цитоплазму. Переносчик обладает ионной специфичностью и белковой природой. При глобулярном строении мембран ион переносится переносчиком, который поворачивается в мембране. Через мембранные поры ион переносится скользящим переносчиком, который представляет собой поверхностно активное вещество, способное мигрировать по стенкам поры вместе с присоединенным ионом. Другим видом переносчика является белковая молекула, расположенная в поре мембраны. При сокращении белковой молекулы происходит передвижение иона через мембрану. Белковая молекула обладает АТФ-азной активностью, высокой селективностью поглощения элементов питания и ярко выраженной структурной специфичностью к различным соединениям.

Таким образом, механизм поглощения элементов питания корневой системой показывает, что они вступают в обмен веществ при взаимодействии с живой цитоплазмой, принимают участие в превращении веществ и энергии в растительном организме. Поглощенные вещества включаются в метаболизм

или остаются в растворе в свободном состоянии, перемещаются движущейся цитоплазмой, либо передвигаются по метаблическим акцепторам, либо передвигаются по метаблической цепи в процессе ионов прина- капливают бромиды, и вращение поглощенных активностью ферментов редукасты, глутаматде- трансаминазы, которые торая активно поглощ- восстанавливаются до органическими кисло- группу и транспортир- аминокислот и пептид- метаболитов.

Часть метаболитов парата Гольджи, в лам эндоплазматическ
менты питания перед

Поступление элем
растения. Ослаблени
ное со старением, по
веществ. У таких рас
калия, магния и дру
При этом наблюдает
раствора. Если коли
одинаково, раствор
преобладают ионы
гидроксидов — шед

При нейтральной быстрее поступают оны. Это объясняет плазмалеммы. Отно ково у разных видов тимум рН для бол ло 7. Люпин, карто лых почвах; клевер и слабощелочных; слабощелочных. П кислых или щелочн вреждаются корни тений.

или остаются в растворе. Вещества, находящиеся в свободном состоянии, передвигаются диффузно или с потоком движущейся цитоплазмы. Вещества, связанные метаболическими акцепторами, передвигаются либо с акцепторами, либо передаются от акцептора к акцептору по метаболической цепочке. Существенная роль в связывании ионов принадлежит митохондриям, которые накапливают бромиды, нитраты, кальций, стронций. Превращение поглощенных веществ обусловливается высокой активностью ферментов: нитрат- и гидроксиламинредуктазы, глутаматдегидрогеназы и аспаратглутаматтрансаминазы, которые находятся в той части корня, которая активно поглощает неорганический азот. Нитраты восстанавливаются до аммиака, который, соединяясь с органическими кислотами, превращается в аминную группу и транспортируется в клетке и организме в виде аминокислот и пептидов.

Часть метаболитов передвигается по пузырькам аппарата Гольджи, в лизосомах, транслозомах и по каналам эндоплазматической сети. Из клетки в клетку элементы питания передвигаются по плазмодесмам.

Поступление элементов питания зависит от возраста растения. Ослабление синтетических процессов, связанное со старением, понижает поглощение питательных веществ. У таких растений наблюдается даже выделение калия, магния и других элементов в окружающую среду. При этом наблюдается смещение кислотности почвенного раствора. Если количество ионов водорода и гидроксила одинаково, раствор будет нейтральным ($pH = 7$), если преобладают ионы водорода — кислым ($pH < 7$), если гидроксила — щелочным ($pH > 7$).

При нейтральной или щелочной реакции в клетку быстрее поступают катионы, при кислой реакции — анионы. Это объясняется влиянием реакции среды на заряд плазмалеммы. Отношение растений к pH среды неодинаково у разных видов, разновидностей и даже сортов. Оптимум pH для большинства культурных растений около 7. Люпин, картофель, овес, рожь и лен растут на кислых почвах; клевер, горох и пшеница — на слабокислых и слабощелочных; свекла и люцерна — на нейтральных и слабощелочных. При выращивании растений на сильно-кислых или щелочных почвах задерживается их рост, повреждаются корни и может наступить даже гибель растений.

Реакция среды оказывает большое влияние на состав питательного раствора. В щелочной среде в осадок выпадает железо, уменьшается доступность для растения фосфатов, понижается растворимость солей кальция, магния, марганца, меди и цинка. В кислой среде накапливаются ионы алюминия, токсичного для растений. Нейтрализуется вредное действие алюминия внесением извести или фосфорнокислых удобрений. Растения, поглощая элементы питания, частично регулируют реакцию наружного раствора. В щелочной среде они больше усваивают катионы, поэтому почвенный раствор подкисляется, и наоборот.

При внесении в почву сернокислого аммония быстро поглощается катион, а остающийся анион серной кислоты подкисляет раствор, поэтому такую соль называют *физиологически кислой*. Азотнокислый натрий является *физиологически щелочной* солью, так как анион азотной кислоты поглощается быстрее, чем натрий. Физиологическая кислотность или щелочность солей определяется видом растения, онтогенезом и уровнем физиолого-биохимических процессов организма.

Поглощение элементов питания зависит и от их концентрации. Общее количество водорастворимых солей в почве должно составлять около 0,05%; если оно увеличится до 0,2%, то начнет проявляться антагонизм ионов, выражающийся в том, что отдельные одноименно заряженные ионы мешают друг другу при их поступлении в клетку. Антагонизм ионов зависит от их валентности: чем она выше, тем в меньшей концентрации проявляется антагонистическое действие иона. Поэтому в поглощении элементов, помимо концентрации во внешней среде, большое значение имеет их соотношение. Чем больше разных элементов во внешней среде, тем сложнее их взаимодействие. Оно зависит также от вида растения. При поглощении катионов кукурузой или шпинатом антагонизм между калием и кальцием хорошо выражен, овсом — еле заметен, корнями лука — не обнаруживается совсем. Обычно антагонизм сильнее проявляется между близкими по своим основным параметрам катионами (кальцием и магнием, калием и натрием). То же можно сказать и о анионах. Анионы NO_3^- , PO_4^{3-} и SO_3^{2-} не могут конкурировать между собой при их поглощении. Лишь такие анионы, как SO_4^{2-} и SeO_4^{2-} , способные заменить друг друга

при образовании химических соединений, являются конкурентами ионов резко проявляясь в отношении концентрации одного из них над концентрацией другого. При вытеснении одного иона другой происходит вытеснение его с поверхности клетки в среду. При низких концентрациях вредные вещества способны оказывать друг на друга взаимное влияние однокатионно или антагонизмально. Вредное влияние однокатионных веществ усиливается при их совместном повышении концентрации. В отдельных случаях составные части таких соотношений образуют эффективные комплексы. Вещества, называемые физиологическими антагонистами, в практике сельского хозяйства используются для устранения антагонизма ионов кальция и других культурных элементов путем внесения достаточного количества физиологических антагонистов.

КРУГОВОРОТ

Корневые выделения
остатки отмерших расте
непрерывный процесс к
Различают два круга
сушей и океаном; биоло
тением. В геологическо
щимся веществом явля
соли. Биологический кр
веществ из почвы и ат
происходит биологичес
нических соединений,
из растения во внешню
в отличие от геологи
функцией. На Земле
обогащается питател
нейшее условие для
растений. Чем интенс
нее растительные фор
сы полей, садов, луго

при образовании химических соединений различной прочности, являются конкурентами. Антагонистическое действие ионов резко проявляется при избытке и широком отношении концентраций конкурирующих ионов, т. е. когда концентрация одного иона заметно преобладает над концентрацией другого иона. В этом случае происходит вытеснение одного иона другим из адсорбирующих поверхностей клетки в силу закона действующих масс. При низких концентрациях ионов-антагонистов в растворе они способствуют друг другу в их поступлении в растение. Вредное влияние одностороннего избытка какого-либо иона в известных пределах устраняется соответствующим повышением концентрации иона-антагониста. Раствор, отдельные составные части которого находятся в таких соотношениях, при которых происходит наиболее эффективное использование растением питательных веществ, называется *физиологически уравновешенным*. В практике сельского хозяйства часто наблюдается явление антагонизма ионов. Отрицательное влияние избытка кальциевых солей на люпин, сераделлу, лен, гречиху и другие культуры в значительной степени можно устранить внесением достаточно высоких доз калия.

КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ В ПРИРОДЕ

Корневые выделения органических веществ, а также остатки отмерших растений, разлагаясь, вовлекаются в непрерывный процесс круговорота веществ в природе. Различают два круговорота: геологический — между сушей и океаном; биологический — между почвой и растением. В геологическом круговороте основным движущимся веществом являются вода и растворенные в ней соли. Биологический круговорот охватывает поступление веществ из почвы и атмосферы в живые организмы, где происходит биологический синтез новых, сложных органических соединений, и возвращение элементов питания из растения во внешнюю среду. Биологический круговорот в отличие от геологического обладает созидательной функцией. На Земле создается органическое вещество и обогащается питательными элементами почва — важнейшее условие для жизни дикорастущих и культурных растений. Чем интенсивнее этот процесс, тем продуктивнее растительные формации, тем больше урожай биомассы полей, садов, лугов и лесов.

Академик Д. Н. Прянишников (1940) отмечал, что задачей агрохимии является изучение круговорота веществ в земледелии и определение мер воздействия на химические процессы в почве и растениях, которые могут повысить урожай. Главный метод вмешательства в этот круговорот — применение удобрений.

Биологический круговорот между растением и почвой состоит из ряда последовательно протекающих процессов.

Первичное разрушение органического вещества наблюдается на поверхности и внутри почвы. Опавшие листья, хвоя, веточки, кора, мохово-травяной покров, отмершие корни под воздействием внешних условий разлагаются на углекислый газ, воду, аммиак и другие соединения и до 10% минерализуются. Щелочные и щелочноземельные элементы вымываются из почвы. В разрушении органических веществ отмерших организмов принимают участие дождевые черви, нематоды, многоножки, личинки мух и жуков, моллюски, муравьи. Ферментативное разложение

Ферментативное разложение органических веществ протекает под влиянием грибов, бактерий, почвенных водорослей, которые выделяют ферменты, катализирующие реакции гидролиза органических веществ. Белки распадаются на аминокислоты; липиды — на глицерин, жирные кислоты, сахара, фосфаты, азотистые соединения; углеводы — на моносахара. Промежуточные превращения веществ...

Промежуточные превращения и синтез веществ осуществляются в результате взаимодействия продуктов ферментативного распада (появление более простых соединений) и синтеза новых веществ в телах микроорганизмов. Быстрое размножение почвенных микроорганизмов создает условия для обогащения почвы питательными веществами, поглощаемыми корнями.

Гуммификация веществ в почве сопряжена с образованием почвенного перегноя. Он возникает из многочисленных молекул органических веществ и их соединений с минеральными веществами. В состав гумуса входят гуминовые кислоты, гумины, фульвокислоты и другие вещества. Степень гуммификации зависит от влажности почвы, состава органических остатков и соотношения органической и минеральной частей почвы. От песчаных к суглинистым почвам наблюдается обогащение гумуса азотом. Гумус — источник элементов питания для

растений благодаря высоко-
способности и способности
форм питания. Обменное и необм-
почвой осуществ

растений и способностей и способных форм питания. Обменное и неорганическое почвой осуществляют процессы поглощения и минерализации органических веществ. Количество питательных элементов, доступных для поглощения, характеризует емкость поглощения, и эффективность поглощения. Ризосферные процессы

Ризосферные микроорганизмы характерны для тонкого слоя. Толщина слоя определяется в ризосфере много микробными выделениями и исходит поглощение элементов. А. В. Петербургский корня поглощать элементы в расстоянии до 20 мм. Если растворимые в воде, то корни с расстояния 2,4 мм, калий — 7,5 мм. Следовательно, растворяется в воде, тем более развивается более развита культивируемых растений.

Потреблением для создания биологического круга определяются по растениям в зеленых частях.

Урожайность сельских культур зависит от степени биологической устойчивости к воздействию высоких и низких температур. Необходимо учитывать необходимость круговорота веществ в почве и необходимость использования биологических методов борьбы с вредителями.

Наиболее подвласт
биологического круго
лия входит контроль
растением при помо

растений благодаря высокой обменной поглотительной способности и способности минерализоваться до подвижных форм питания.

Обменное и необменное поглощение веществ почвой осуществляется после полного распада и минерализации органических остатков. Элементы питания поглощаются почвой и могут закрепляться в ней. Количество питательных веществ в почве определяет ее емкость поглощения, которая может быть потенциальная, характеризующаяся общим количеством элементов питания, и эффективная, определяемая количеством доступных элементов питания для растений. Эффективная емкость поглощения постепенно уменьшается от мощных черноземов до песчаных почв.

Ризосферные превращения веществ характерны для тонкого слоя почвы, окружающего корень. Толщина слоя определяется длиной корневых волосков. В ризосфере много микроорганизмов, она подкислена корневыми выделениями и увлажнена. В этой зоне происходит поглощение элементов питания корневыми волосками. А. В. Петербургский указывал на способность корня поглощать элементы питания, находящиеся на расстоянии до 20 мм. Если внесены удобрения, труднорастворимые в воде, то корень способен поглощать фосфор с расстояния 2,4 мм, кальций и магний — 5 мм, натрий и калий — 7,5 мм. Следовательно, чем труднее удобрение растворяется в воде, тем большую дозу его вносят или развивается более разветвленная корневая система у культивируемых растений.

Потреблением элементов питания растением для создания биологической массы заканчивается биологический круговорот. Элементы питания распределяются по растению неравномерно, больше всего их в зеленых частях и минимальное количество в стеблях.

Урожайность сельскохозяйственных культур зависит от степени биологического круговорота. Поэтому для получения высоких и устойчивых урожаев зерна, плодов и овощей необходимо умело управлять законами биологического круговорота веществ в естественных и искусственных растительных сообществах.

Наиболее подвластен человеку заключительный этап биологического круговорота, поэтому в задачу земледелия входит контроль за поглощением элементов питания растением при помощи различных методов диагностики

питания и пополнения убыли веществ в почве, необходимых для создания урожая. Выполнение этой задачи возможно лишь при проведении следующих мероприятий по интенсификации биологического круговорота веществ.

1. Улучшение сортового состава сельскохозяйственных культур, которое проявляется в правильном подборе местных сортов растений и выведении новых. Районирование сортов предусматривает стойкую акклиматизацию их, выражающуюся в наибольшей продуктивности сорта.

2. Изменение густоты стояния растений. Оптимальная густота растений определяется суммарной площадью листьев, наиболее полно поглощающих и использующих солнечную энергию. В среднем при нормальных условиях произрастания максимальный урожай можно получить при суммарной площади листьев в период полного смыкания и максимального роста посевов 4—6 м² на 1 м² поля. При недостаточном увлажнении площадь листьев сокращается до 1,5—2,5 м² на 1 м² поля. Орошение, хотя и способствует увеличению площади листьев, но может вызвать излишнее загущение, которое снижает урожай.

Особенно чувствительны однолетние злаковые и бобовые травы. Для обеспечения оптимальной площади листьев необходимо иметь на 1 га 3—5 млн. растений пшеницы, 18—120 тыс. растений сахарной свеклы, 40—60 тыс. растений картофеля и 30—80 тыс. растений кукурузы.

3. Совместные посевы могут быть однотиповые и смешанные. Как правило, у растений в совместных посевах повышаются общая продуктивность (выход продуктов питания для человека и животных) и устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды. Но не всякие растения можно выращивать в совместных посевах. Так, кукуруза, суданка, чумиза и просо в любых сочетаниях снижают интенсивность роста и тормозят биологический круговорот веществ. Обратным свойством обладают вико-овсяные, кукурузно-гороховые и другие совместные посевы.

4. Правильный выбор предшественника необходим для интенсификации биологического круговорота веществ в культурных растительных формациях. Поэтому надо предвидеть изменения в почве, которые

могут нарушить указывал на из-
занных с разл
свойств, обуслов
тем и в обработ
ющей культуры;
наличием парази
необходим рацио
личить и разнооб
тойчивость раст
среды. Оптималь
обороте позволит
ческого круговор

5. Оптима
семян определ
стающего зародк
сящие семядоли
шую глубину. В
цидов семена за
это направлено
почвы на начал
условиях и обес

6. Обеспеч
веществам и
нию и сбережен
ным Всесоюзно
ния, 1 т аммиач
зерна пшеницы,
1 т льноволокна
обеспечивает пр
сени в рядки—
ний (NPK) при
уровне агротехн
урожаю. Наибо
не устойчивого
удобрений (реч
плексного орга
тельно, система
неральных удо
рот веществ
почвы и урожая

7. Обеспе
ливается оро
рыхлением вер

могут нарушить новый круговорот. Д. Н. Прянишников указывал на изменения химических свойств почвы, связанных с различным питанием растений; физических свойств, обусловленных различием в росте корневых систем и в обработке почвы при выращивании предшествующей культуры; биологических свойств, определяемых наличием паразитарных растений и животных. Поэтому необходим рациональный севооборот, позволяющий увеличить и разнообразить выход продукции и повысить устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. Оптимальное время посева при правильном севообороте позволит интенсифицировать процессы биологического круговорота веществ и получать высокие урожаи.

5. Оптимальная глубина заделывания семян определяет процессы обмена веществ у прорастающего зародыша. Мелкие семена или семена, выносящие семядоли на поверхность, заделывают на меньшую глубину. В сухую погоду при использовании гербицидов семена заделывают несколько глубже нормы. Все это направлено на то, чтобы взаимодействие растения и почвы на начальном этапе протекало в благоприятных условиях и обеспечивало дружные всходы.

6. Обеспечение растений питательными веществами включает в себя мероприятия по внесению и сбережению элементов питания в почве. По данным Всесоюзного института удобрений и агропочвоведения, 1 т аммиачной селитры дает дополнительно 3,5—5 т зерна пшеницы, 20 т хлопка-сырца, 25 т сахарной свеклы, 1 т льноволокна, 20—25 т картофеля. 1 т суперфосфата обеспечивает прирост урожая зерна на 1—2 т, а при внесении в рядки — 3—4 т. 1 т смеси минеральных удобрений (NPK) при правильном их соотношении и высоком уровне агротехники дает 1,5—2 т зерна дополнительно к урожаю. Наибольший прирост урожая достигается в зоне устойчивого увлажнения с применением местных удобрений (речной и озерный ил, древесная зола) и комплексного органического удобрения — навоза. Следовательно, систематическое применение органических и минеральных удобрений положительно влияет на круговорот веществ в природе, физико-химические свойства почвы и урожай культур.

7. Обеспечение растений влагой обуславливается орошением, осушением, снегозадержанием, рыхлением верхнего слоя почвы в целях сохранения вла-

ги. Эффективность применения удобрений при обеспеченности растений водой повышается в два раза и более, особенно это относится к зоне неустойчивого увлажнения.

8. Улучшение физических свойств почвы возможно, если применяются соответствующие мероприятия по обработке почвы, способствующие уменьшению ее плотности, улучшению структуры. Среднекомковатая и мелкокомковатая структуры вспаханного верхнего горизонта вдвое уменьшают потери влаги от испарения по сравнению с гребнево-глыбистой структурой. Физические свойства почвы обеспечивают рост и распространение корневой системы, запасы влаги в почве и изменение урожая биомассы на 20—40%.

9. Борьба с токсичностью почвы направлена на устранение недоокисленных органических веществ, восстановительных процессов, избыточной кислотности, засоленности почвы и токсичных выделений микроорганизмов и корней растений. Полное окисление органических веществ и прекращение восстановительных реакций осуществляются осушением заболоченных почв и проветриванием торфа перед употреблением в качестве удобрения. Токсичные органические вещества (масляная и пропионовая кислоты) и закисные формы железа и марганца в аэробных условиях окисляются до безвредных для растений веществ. Избыточная кислотность почвы устраняется известкованием. Общая засоленность почвы ликвидируется промывкой, а натриевая солончатость устраняется гипсованием. Биологической токсичности не будет, если соблюдается правильный севооборот с комплексом мероприятий по защите растений от сорняков, сельскохозяйственных болезней и вредителей.

К перечисленным мероприятиям по интенсификации биологического круговорота веществ в природе следует добавить полезное лесоразведение и борьбу с водной и ветровой эрозией почвы.

ДИАГНОСТИКА МИНЕРАЛЬНОГО ГОЛОДАНИЯ РАСТЕНИЙ

Усвояющая способность корней очень велика. Минимальная концентрация фосфорной кислоты составляет 0,03—0,1 мг на 1 л. Оптимальное количество элементов

составляет для азота 10—15 мг на 1 л в элементах, превышение обмена веществ, от фазы роста злаков; подсолнечника, бобовых растений, в то время его очень мало.

Наибольшее потребление совпадает с периодом. В дальнейшем потребление питательных веществ элементов вегетационного периода кукурузы, картофеля к колошению 60% биомассы конечный период усваивания элементов питания лишь 10% конечно растянуто вплоть до 30—40% азота и содержания элементов пшеницы интенсивно наблюдается в период. В фазе колошения растение, а лишь процентное содержание падает по мере старения.

У сахарной свеклы поступление вначале быстро, затем Земляника за период фосфора и калия.

Конопля поглощает, а накопление интенсивное.

Интенсивное происхождение зольных элементов для возрастает в

составляет для азота и калия 20—30 мг, а для фосфора 10—15 мг на 1 л в фазе активного роста. Концентрация элементов, превышающая 100 мг на 1 л, вызывает нарушение обмена веществ. Установленные пределы концентраций элементов зависят от видовых и сортовых особенностей, от фазы развития растений, условий выращивания. Бобовые растения поглощают больше кальция, чем злаки; подсолнечник и табак поглощают больше калия, чем злаки и бобовые. Свекла накапливает в тканях много натрия, в то время как другие растения поглощают его очень мало.

Наибольшее поглощение элементов питания растением совпадает с периодом максимального прироста листьев. В дальнейшем поглощение замедляется, а реутилизация питательных веществ усиливается. У бобовых поглощение элементов питания происходит в течение всего вегетационного периода. У злаковых культур, за исключением кукурузы, поглощение элементов питания заканчивается к колошению, хотя растение содержит лишь 50—60% биомассы конечного урожая. Озимая рожь за осенний период усваивает 40—50% конечного содержания элементов питания в урожае, а сухая масса достигает лишь 10% конечного урожая. У кукурузы поглощение растянуто вплоть до цветения, когда она накапливает 30—40% азота и калия и 15% фосфора от конечного содержания элементов питания при созревании. У озимой пшеницы интенсивное поглощение элементов питания наблюдается в период от кущения до выхода в трубку. В фазе колошения калий уже не поступает в растение, а лишь перераспределяется в нем. Поэтому процентное содержание зольных элементов и азота резко падает по мере старения растения.

У сахарной свеклы в первый год жизни очень растянуто поступление фосфора и калия. Азот поглощается вначале быстро, затем медленнее.

Земляника за время цветения поглощает почти половину фосфора и калия, необходимых в течение вегетационного периода.

Конопля поглощает азот и калий в первый месяц вегетации, а накопление фосфора возрастает к концу ее.

Интенсивное накопление питательных элементов у льна происходит в период цветения, когда содержание зольных элементов удваивается, а фосфора, азота и калия возрастает в 3—4 раза. Причем поглощение фосфора

продолжается до полного созревания семян, когда вообще прекращается нарастание органического вещества льна.

Хлопчатник поглощает азот интенсивно при максимальном нарастании вегетативных органов, а фосфор — в период усиленного плодообразования.

Для всех масличных растений (рапс, подсолнечник, клещевина), характеризующихся высоким содержанием фосфора в семенах, поступление его усиливается в момент формирования генеративных органов.

У овощных растений поступление элементов питания соответствует нарастанию листовой массы и растянуто на весь вегетационный период.

Количество элементов питания в растениях подвержено значительным колебаниям в зависимости от климатических, почвенных и агротехнических условий. В условиях континентальных районов юга, юго-востока и востока нашей страны почвы богаче усвояемым азотом и содержанием азота в зерне злаковых культур значительно выше, чем в западных и северо-западных влажных районах; недостаток влаги в засушливых южных и юго-восточных районах ограничивает накопление углеводов в зерне злаков, а содержание белка повышается.

Для формирования урожая сельскохозяйственные культуры потребляют различное количество питательных веществ. Однако нет прямой зависимости между выносом минеральных веществ и урожаем. При урожае озимой пшеницы 25 ц с 1 га надземные органы содержали 90 кг азота, 30 кг фосфора и 60—75 кг калия, а при урожае 35 ц соответственно 86, 36 и 82 кг. Таким образом, чем выше урожай зерна, тем рациональней трата поглощенных веществ.

Различия в выносе питательных веществ часто связаны с изменением отношения биомассы к основной продукции (табл. 7), которое в благоприятных условиях у озимой пшеницы составляет от 1,2 до 2,0. При низком урожае эта величина может достигнуть 1:10 и затраты питательных веществ сильно возрастут.

Количество питательных веществ, поглощаемых картофелем из почвы, зависит от различных факторов. Ориентировочно потребление картофелем элементов питания определяется их выносом из почвы. Это растение поглощает калия примерно в 4 раза больше, чем фосфора, и в 2 раза больше, чем азота. Следовательно, картофель яв-

7. Вынос азота, фосфора

Растение	Ос
Пшеница озимая	Зер
» яровая	
Рожь озимая	
Овес	
Ячмень	
Просо	
Кукуруза	
Гречиха	
Горох	
Люпин	
Вика	Се
Рапс озимый	
Горчица белая	
Лен-долгунец	Во
»	
Конопля	Хл
Хлопчатник	Ко
Сахарная свекла	Кл
Картофель	Се
Клевер красный	
(в цвету)	
Люцерна (в цвету)	
Тимофеевка	
Капуста бело-	Ко
кочанная	
Морковь столовая	Ко
Томат	Пл
Огурец	
Лук	Лу

ляется резко выражено при внесении удобрений.

Плодовые растения извлекают из почвы 3 части калия. Кол-во калия обуславливается плодородием почвы, а также условиями

7. Вынос азота, фосфора и калия с урожаем различных растений
(по данным ряда авторов)

Растение	Основная продукция	Отношение основной продукции к биомассе (зерна к соломе, корней к ботве и т. д.)	Вынос (в кг на 1 т основной продукции)		
			N	P	K
Пшеница озимая	Зерно	1:2,0	37	13	23
» яровая	»	1:1,6	47	12	18
Рожь озимая	»	1:2,0	31	14	26
Овес	»	1:1,5	33	14	29
Ячмень	»	1:1,4	29	11	20
Просо	»	1:1,8	33	10	34
Кукуруза	»	1:2,0	34	12	37
Гречиха	»	1:1,5	30	15	40
Горох	»	1:1,5	66	16	20
Люпин	»	1:2,0	68	19	47
Вика	»	1:1,2	65	14	16
Рапс озимый	Семена	1:2,0	49	23	30
Горчица белая	»	1:1,7	57	20	23
Лен-долгунец	»	1:8,0	106	53	93
»	Волокно	1:6,0	80	40	70
Конопля	»	1:8,0	200	62	100
Хлопчатник	Хлопок-сырец	1:2,4	40	12	48
Сахарная свекла	Корни	1:1,0	5,9	1,8	7,5
Картофель	Клубни	1:1,0	6,2	2,0	14,5
Клевер красный	Сено	—	19,7	5,6	15,0
(в цвету)	»	—	26,0	6,5	15,0
Люцерна (в цвету)	»	—	15,5	7,0	24,0
Тимофеевка	»	—	3,3	1,3	4,4
Капуста белокочанная	Кочаны	—	3,2	1,0	5,0
Морковь столовая	Корни	—	2,6	0,4	3,6
Томат	Плоды	—	1,7	1,4	2,6
Огурец	»	—	3,0	1,2	4,0
Лук	Луковицы	—			

ляется резко выраженным потребителем калия, и необходимо при внесении удобрений учитывать эту его особенность.

Плодовые растения с помощью мощной корневой системы извлекают из почвы много воды и питательных веществ. На 3 части азота поглощается 1 часть фосфора и 3 части калия. Количество усвоенных элементов питания обуславливается породно-сортовым составом, возрастом, урожайностью, приростом корней и надземной массы, а также условиями произрастания.

Персик, яблоня, айва поглощают из почвы значительно больше азота, фосфора, калия и магния, чем груша и слива.

Биологический вынос элементов питания у винограда зависит от сортовых особенностей, почвенно-климатических условий и величины урожая. При урожае винограда 200 ц с 1 га однолетняя лоза, листья и ягоды в течение вегетационного периода потребляли 102 кг азота, 46 кг фосфора и 223 кг калия. Из общего количества питательных веществ вегетативными органами усвоено 82% азота, 46% фосфора и 60% калия.

В годы с высоким урожаем вынос элементов питания увеличивается примерно в 2 раза. В годы с неблагоприятными погодными условиями для формирования большого урожая питательные вещества используются в основном на рост вегетативных органов.

Для установления потребности сельскохозяйственных культур в удобрениях необходимо знать количество усвояемых в почве элементов питания. С этой целью используют разработанные методы, уточняющие прогноз действия удобрений. В производственной обстановке эффективность удобрений наглядно показывает полевой опыт, строго увязанный с почвенным обследованием и многократно повторенный во времени и пространстве. Потребность в питании устанавливается путем сравнения урожаев на удобренных и неудобренных делянках. Разновидностями полевого опыта являются: вегетационный опыт, опыты с проростками растений и с применением радиоактивных изотопов.

В вегетационном опыте проводят сравнение урожаев, полученных в сосудах с удобренной и удобренной почвой исследуемого поля. Опыт с проростками растений заключается в выращивании всходов растений на средних пробах почвы исследуемого поля. Радиоактивные изотопы элементов питания применяются для определения запаса в почве усвояемых питательных веществ в полевом и вегетационном опытах.

Для массовых прогнозов минерального питания используют быстрый и дешевый метод химического анализа почвы, при котором почвенный образец обрабатывают раствором реактива, и по количеству перешедшего в раствор питательного вещества судят о количестве его в почве.

В лабораторных условиях применяют микробиологи-

ческий метод, при котором об обеспеченности исследуемой почвы питательными веществами судят по развитию на ней микроорганизмов.

В настоящее время широкое распространение получают методы диагностики состояния питательного режима путем визуального наблюдения за растениями (их окраской, морфологией) или химического анализа, листьев, стеблей и клеточного сока. Метод *листовой диагностики* заключается в анализе зольного состава листьев и в процентном выражении азота, фосфора, калия и других элементов. Этот метод является надежным и чувствительным показателем питания растений. Разновидностью метода листовой диагностики считается анализ сока листьев. В выжатом соке при добавлении реактивов определяют по цветной шкале содержание элементов питания. Этим методом при соответствующем навыке пользуются в полевых условиях при контроле за питанием растений. Для того чтобы судить о локальных изменениях метаболизма в клетках растительной ткани, используют *гистохимический анализ* растения. Микроскопические срезы обрабатывают реактивами с последующим микроскопированием. Контроль за метаболизмом корней осуществляется с помощью *анализа пасоки*, выделяющейся при перерезании стебля. В пасоке обнаруживаются нитратная и аммиачная формы азота, аминокислоты, пептиды. Значительную увязку питания растения и урожая можно проследить методом *физиологического анализа*. Если растение растет медленно, а элементов питания содержит много, то у него избыток питательных веществ, который вызывает нарушение обмена веществ и снижение урожая. Если большое содержание элементов питания соответствует интенсивному росту, то растение находится в оптимальном физиологическом состоянии и формирует высокий урожай. Может наблюдаться обратное явление, когда элементы питания расходуются растением только на рост вегетативной массы и очень мало на урожай. При слабом росте и малом содержании элементов питания растение испытывает недостаток питательных веществ и формирует очень низкий урожай.

Диагностика питания растений по внешним признакам не требует специального оборудования. Недостаток какого-либо элемента питания ведет к нарушению обмена веществ, который выражается во внешних изменениях строения листьев и стеблей, изменениях размера и формы

листьев, их окраски, в появлении участков отмершей ткани различного цвета, смещении сроков наступления фаз развития растений. Признаки недостатка отдельных элементов питания могут маскироваться изменениями, наступившими от действия недостатка или избытка влаги, низкой температуры, болезней, вредителей, града. В неблагоприятных условиях наблюдаются признаки недостатка и избытка нескольких элементов питания одновременно. У картофеля на сильнокислых почвах наблюдается местное проявление признаков недостатка магния и вредного действия подвижного марганца. Недостаток магния проявляется на нижних листьях, а токсичность марганца — на стеблях. Признаки калийного голодания на фоне азотной недостаточности выражены слабее. Появление и исчезновение признаков голодания зависят от условий погоды, проникновения корней в глубь почвы, изменения потребности растения в отдельных элементах питания по мере его роста и развития.

Растения неодинаково реагируют на недостаток элементов питания. Наиболее чувствительные растения, по внешнему виду которых легко определить недостаток и избыток какого-либо элемента, называют *индикаторами*. Картофель оказывается хорошим индикатором на недостаток азота, фосфора, калия, магния, железа и марганца; капуста — азота, марганца и молибдена; кукуруза — фосфора и цинка; свекла — калия, бора и марганца; фасоль — калия и цинка; люцерна — калия и молибдена; яблоня — магния, железа, бора и цинка; овес — марганца и меди; груша — меди и цинка; цитрусовые — цинка и молибдена.

Капуста и люцерна могут служить индикаторами на повышенное содержание в почве марганца; свекла — алюминия и марганца; хлопчатник, картофель и виноград — бора. С помощью растений-индикаторов можно своевременно предохранить выращиваемые растения от голодания и предотвратить снижение урожая.

Азотное голодание вызывает бледно-зеленую окраску листьев, переходящую в оранжевые и красные оттенки (у капусты, брюквы). Листья при недостатке азота мелкие, стебли и ветви короткие и тонкие. У плодовых отмечается слабое ветвление, у злаков — кущение. Наблюдается опадение завязи (у плодовых и хлопчатника), раннее опадение листьев и ускоренное созревание семян и плодов. Наиболее ярко признаки выражены на

нижних листьях, особенно ра-
вы, вследствие
тов вследствие
таянии снега.

Фосфор
зеленой с голу-
зы, сорго, тома-
непса) окраске
ляются участк
Задерживаютс
но цветение и
них листьях п
ние возможно
тых подвижны
глинистых дер
мах. Известко
кальция и маг
таток фосфор
тании растени
К усиленному
ние влажност

Калий
нием окраски
бронзовым (у
ев буреют и
терей тургор
листьев тесн
механически
и пониканию
няются от ст
лийное голод
и торфяных
затрудняющ
на песчаных
Нечерноземн
года усилив
риевых удоб
лы, капусты

Магний
знаки: листь
ные, фиолет
Крупные жи
так как по н
наблюдаться

нижних листьях. Голодание возможно на всех типах почвы, особенно ранней весной при истощении запасов нитратов вследствие вымывания их в глубокие слои почвы при таянии снега.

Фосфорное голодание проявляется в темно-зеленой с голубоватым оттенком, фиолетовой (у кукурузы, сорго, томата) и пурпурной (у капусты, брюквы, турнепса) окраске листьев. На краях нижних листьев появляются участки отмершей ткани бурого и черного цвета. Задерживаются рост и фазы развития растений, особенно цветение и созревание. Появившиеся вначале на нижних листьях признаки распространяются вверх. Голодание возможно на всех почвах, но чаще на кислых, богатых подвижным алюминием и железом, суглинистых и глинистых дерново-подзолистых почвах и на красноземах. Известкование увеличивает количество фосфатов кальция и магния, более доступных для растений. Недостаток фосфора в большей степени наблюдается при питании растения нитратным азотом, чем аммиачным. К усиленному фосфорному голоданию приводит снижение влажности и температуры почвы.

Калийное голодание сопровождается изменением окраски листьев на темно-зеленую с голубоватым и бронзовым (у картофеля, томата) оттенком. Края листьев буреют и отмирают. Сами листья морщинистые с потерей тургора. Междоузлия укороченные, у сложных листьев тесное расположение долек. Слабо развиваются механические ткани, что приводит к полеганию стеблей и пониканию соцветий. Признаки голодания распространяются от старых нижних листьев вверх к молодым. Калийное голодание часто испытывают растения пойменных и торфяных почв, которые богаты кальцием и магнием, затрудняющими поглощение калия; возможно оно также на песчаных и супесчаных почвах, на суглинистых почвах Нечерноземной зоны. Известкование и сухая жаркая погода усиливают калийное голодание. Применение натриевых удобрений ослабляет калийное голодание свеклы, капусты и люцерны.

Магниевое голодание имеет следующие признаки: листья у краев и между жилками желтые, красные, фиолетовые вследствие разрушения хлорофилла. Крупные жилки и прилегающая к ним ткань зеленые, так как по ним оттекает магний в верхние листья. Может наблюдаться ломкость листьев из-за повышенного со-

держания воды. Фазы развития растения запаздывают. Магнием бедны песчаные и супесчаные почвы, красноземы и суглинистые почвы. Преобладание калия и алюминия в питательной среде усиливает магниевое голодание вследствие антагонизма ионов. Кислотность почвы и обилие дождей способствуют вымыванию магния, а известкование и внесение нитратного азота ослабляют голодание растений.

Железное голодание наблюдается у верхних молодых листьев в виде хлороза между жилками. При длительном голодании происходит отмирание ткани на краях листьев. Распространяется голодание от молодых листьев к старым. Оно наблюдается на щелочных почвах, а также на кислых, содержащих много растворимого марганца. Обилие фосфора, цинка, меди и недостаток калия усиливают голодание. Подкисление почвы органическими удобрениями уменьшает его. Наиболее чувствительны к железнному голоданию яблоня, груша, слива, персик, виноград, малина; у полевых культур — люпина, картофеля, томата, овса и кукурузы — голодание проявляется слабее, чем у плодовых.

Борное голодание приводит к отмиранию обрабатывательной меристемы корня и стебля, к хлорозу верхних листьев, к слабому питанию и плодообразованию, к уродливой форме плодов с образованием опробковевших участков ткани мякоти. Голодание чаще всего наблюдается на карбонатных, темноцветных заболоченных и кислых почвах после их известкования. Чувствительны к недостатку бора свекла, подсолнечник, лен, капуста, брюква, турнепс.

Медное голодание вызывает хлороз молодых листьев, потерю тургора, задержку стеблевания (у злаков) и слабое образование семян. Чувствительны к нему овес, пшеница, ячмень, салат, шпинат, груша, яблоня, слива, цитрусовые культуры. Жаркая погода, торфянистые, реже кислые и песчаные почвы усиливают голодание. Выращивание люцерны в садах ослабляет голодание для плодовых. Обилие азота, наличие закисных форм железа усиливают голодание вследствие антагонизма ионов.

Марганцевое голодание сопровождается хлорозом между жилками листа с желтоватой и палевой окраской. При дальнейшем голодании хлорозная ткань отмирает. Чувствительны к этому виду голодания овес,

свекла, карто
ня, слива, а
Голодание ча
и щелочной р
Избыток дост
Цинков

нии и пятнист
ких междууз
Возможно по
Чувствительн
ся, кукуруза
персик, абрик
культуры. Гол
кование и фос
цинк для рас
лабляет цинк

Молибд
ние зеленой о
ного обмена.
ни отмирают
голоданию кл
Подкисление
никеля усили
ные удобрения

Появление
свидетельств
ветствующем
ков голодани
для начала
голодания у
Появление пр
ет на меньшу
ной почве.

проявлении п
рекомендуется
увеличить ур

Таким обр
голодающих
тания, необх
кормок соотв
темы удобрен
выявления ра
рений, оценк
тания.

свекла, картофель, горох, фасоль, капуста, персик, вишня, слива, абрикос, яблоня, малина, лимон, мандарин. Голодание чаще наблюдается на почвах с нейтральной и щелочной реакцией, а также торфяных и карбонатных. Избыток доступного железа усиливает голодание.

Цинковое голодание проявляется в пожелтении и пятнистости листьев, асимметричности их, коротких междоузлиях, розеточности и мелколиственности. Возможно появление бронзовости в окраске листьев. Чувствительными к недостатку цинка являются фасоль, соя, кукуруза, лен, клевер, хмель, яблоня, груша, персик, абрикос, вишня, слива, виноград, цитрусовые культуры. Голодание может быть на всех почвах. Известкование и фосфорные удобрения уменьшают доступность цинка для растений. Выращивание люцерны в садах ослабляет цинковое голодание.

Молибденовое голодание вызывает ослабление зеленой окраски листьев вследствие нарушения азотного обмена. При сильном голодании хлоротические ткани отмирают, листья искривляются. Чувствительны к голоданию клевер, люцерна, капуста, томат, цитрусовые. Подкисление почвы, избыток марганца, цинка, меди, никеля усиливают голодание, а известкование и фосфорные удобрения ослабляют недостаток молибдена.

Появление признаков недостатка элементов питания свидетельствует о резкой потребности культуры в соответствующем удобрении. При раннем появлении признаков голодания применяют подкормки, причем сигналом для начала подкормок является проявление признаков голодания у части растений, но в различных местах поля. Появление признаков голодания перед уборкой указывает на меньшую потребность в элементах питания на данной почве. На многолетних травах первого укоса при проявлении признаков голодания даже в поздний период рекомендуется провести подкормку после уборки, чтобы увеличить урожай сена второго укоса.

Таким образом, знание внешних признаков растений, голодающих при недостатке того или иного элемента питания, необходимо для своевременного проведения подкормок соответствующими удобрениями, уточнения системы удобрения на данном поле в последующие годы, выявления районов эффективного действия новых удобрений, оценки обеспеченности почвы элементами питания.

ПРИМЕНЕНИЕ УДОБРЕНИЙ И КАЧЕСТВО УРОЖАЯ

Потребность растений в элементах минерального питания определяет время и формы внесения соответствующих удобрений. В течение вегетационного периода количество элементов питания и их соотношение в органах растений меняются, но в среднем наблюдается их увеличение до конца цветения и в период наибольшего роста. Изменение элементов питания связано с качественными превращениями растений — переходом из вегетативного в генеративное состояние и органообразовательными процессами. Поэтому физиологические основы применения удобрений включают: знание необходимого количества элементов питания для создания высокого урожая, особенностей потребления минеральной пищи растением в его онтогенезе и проведение подкормок в соответствии с почвенно-климатическими условиями по результатам диагностики питания. Правильно составленная и применяемая система удобрения позволяет человеку управлять ростом и развитием растений, повышать выход хозяйственно-ценной части урожая, улучшать качество зерна, сахаристость корнеплодов, крахмалистость клубнеплодов, длину и эластичность лубяных волокон, белковость кормовых культур и т. д.

Содержание белковых веществ в урожае зависит от биологических особенностей растений и окультуренности почвы. Чем лучше окультурена почва, тем больше белка содержат растения. Исключение составляет люпин, у которого содержание белка находится в обратной зависимости от окультуренности почвы. Лучше всех на окультуренности почвы отзываются клевер и картофель, затем сахарная свекла, морковь, кормовые бобы, люпин, овес и кукуруза. По выходу белка на кислой почве первое место принадлежит люпину, затем овсу, картофелю, кукурузе, кормовым бобам и сахарной свекле. На окультуренных почвах повышается содержание углеводов в растениях, выход аскорбиновой кислоты с 1 га.

Предпосевное намачивание семян 0,15%-ным раствором молибденовокислого аммония оказывает положительное влияние на величину и качество урожая растений. Вика и чечевица в одинаковой степени увеличивают урожай семян и вегетативной массы, а кормовые бобы, фасоль и люпин больше увеличивают урожай семян, чем

вегетативной массы.
жание крахмала
тина.

Качество зер
казателями, опр
и мукомольные
ства полученной

Натура зерн
тяжелее зерно,
родном рынке
1000 зерен, фор
лого зерна вых
ность тоже хар
костекловидное
личество круп
выход муки пе
рактизует пи
тоинства пшен
белок, липиды,
печенный из м
отличается вы
мой и отличны

Высокие ка
ляются сортов
нии в самых б
уровне агротех
честву зерну с
В повыше
щая роль при
мым растения
и калия.

Оптимальн
стеблевания и
лошения — на
доз азота по
на и снижает
Фосфор, к
на протяжении
величину и к
ном питании
теидов, спосо
Избыток и н
за счет умен
качества бел

вегетативной массы. От молибдена увеличивается содержание крахмала, белка, аскорбиновой кислоты и каротина.

Качество зерна озимой пшеницы характеризуется показателями, определяющими его физические, химические и мукомольные свойства, а также хлебопекарные качества полученной из него муки.

Натура зерна — масса 1 дм³ зерна в граммах. Чем тяжелее зерно, тем больше выход муки. На международном рынке зерно характеризуется еще и по массе 1000 зерен, форме и выравненности. Из мелкого и шуплого зерна выход муки и ее качество низкие. *Стекловидность* тоже характеризует величину выхода муки: высокостекловидное зерно при помоле содержит большое количество крупок и дунстов, обуславливающих высокий выход муки первого сорта. *Содержание клейковины* характеризует питательную ценность и хлебопекарные достоинства пшеницы, так как в состав клейковины входят белок, липиды, углеводы и зольные элементы. Хлеб, выпеченный из муки с высоким содержанием клейковины, отличается высоким объемным выходом, хорошей формой и отличными вкусовыми качествами.

Высокие качества зерна пшеницы в основном определяются сортовыми особенностями. Даже при выращивании в самых благоприятных условиях, на самом высоком уровне агротехники зерно слабых сортов уступает по качеству зерну сильных сортов пшеницы (табл. 8).

В повышении качества зерна озимой пшеницы ведущая роль принадлежит элементам питания, поглощаемым растениями в большом количестве: азота, фосфора и калия.

Оптимальное азотное питание в период кущения — стеблевания влияет на величину урожая, а во время колосения — налива зерна на качество его. С увеличением доз азота повышается содержание глиадина и глютелина и снижается — альбумина и глобулина.

Фосфор, как и азот, поглощается озимой пшеницей на протяжении всего онтогенеза. Он также влияет на величину и качество урожая. При оптимальном фосфорном питании в зерне повышается содержание нуклеопротеидов, способствующих образованию тканей зародыша. Избыток и недостаток фосфора снижают качество зерна за счет уменьшения общего и белкового азота и низкого качества белков.

8. Урожайность и качество сильных сортов озимой пшеницы за 1974—1976 гг. (Бражник, 1977)

Сорт	Урожай- ность (в ц с 1 га)	Натура (в %)			
		755—780 г	781—800 г	801—820 г	основные пробы
Безостая 1	31,7	14,2	36,5	42,6	93,3
Краснодарская 39	31,6	34,1	11,5	54,4	100,0
Краснодарская 46	33,9	15,3	53,0	31,7	100,0
Донская остистая	33,4	2,4	10,5	76,4	89,3

Продолжение

Сорт	Стекловидность (в %)			Клейковина (в %)		
	60—70	71—80	основные пробы	24,6— 27,5	27,9—29,0	основные пробы
Безостая 1	56,8	25,4	82,2	25,4	62,2	87,6
Краснодарская 39	81,9	12,7	94,6	17,4	75,2	92,6
Краснодарская 46	42,2	57,8	100,0	11,7	88,3	100,0
Донская остистая	53,9	7,6	61,5	74,9	16,7	91,6

Калий регулирует водный и углеводный обмены в растениях. Оптимальное калийное питание обеспечивает повышенную зимо- и засухоустойчивость, сопротивляемость болезням и полеганию.

Для карбонатных черноземов соотношение азота, фосфора и калия должно соответствовать 1:1,35:0,3. Эффективное использование элементов питания пшеницей предусматривается системой минеральных удобрений, согласно которой туки вносят дробно в соответствии с развитием растения и формированием качественно-го урожая. Главная роль принадлежит поздней внекорневой подкормке.

Как видно из таблицы 9, внекорневая двукратная азотная подкормка в период колошение — молочная спелость в сочетании с основными удобрениями и подкормками дает высокий и хорошего качества урожай зерна озимой пшеницы.

Поздние внекорневые подкормки азотом широко применяются для повышения величины и качества урожая риса на Кубани. Лучшей формой азота для риса считается аммиачная, и подкормка проводится в фазу молочно-

9. Урожай и после

Площадь (в га)
127
139
141
150

восковой спелости азотные удобрения бавляют ми

10. Влияние п

на ка

Азотные у

Контроль
20%-ный раст
20%-ный раст
ны + 0,01%
20%-ный раст
аммония
20%-ный раст
аммония +
2,4-Д
20%-ный ра
аммофоса
20%-ный ра
аммофоса +
2,4-Д

Поздняя
зерна на 0
качества се
ние, что ви
зерна риса
жен в усло
падает с по
ство проду

9. Урожай и качество зерна озимой пшеницы сорта Безостая 1 после двукратной внекорневой азотной подкормки (Бражник, 1977)

Площадь (в га)	Предшественник	Урожай (в ц с 1 га)	Клейковина (в %)
127	Озимая пшеница	35,0	32,0
139	Кукуруза на силос	39,0	29,1
141	Клещевина	34,0	28,6
150	Свекла	30,8	29,1

восковой спелости. Для усиления физиологического действия азотного удобрения на растение к его раствору добавляют микродозу 2,4-Д (табл. 10).

10. Влияние поздней внекорневой подкормки азотными удобрениями на качество зерна риса сорта Краснодарский 424 (Фанян, Яковлев, 1977)

Азотные удобрения	Влажность зерна при уборке (в %)	Энергия прорастания (в %)	Всхожесть (в %)	Крахмал (в %)
Контроль	22,9	55,0	92,0	57,5
20%-ный раствор мочевины	18,9	75,5	94,0	69,9
20%-ный раствор мочевины + 0,01%-ный 2,4-Д	21,0	64,5	97,5	69,5
20%-ный раствор сульфата аммония	19,4	59,5	95,0	60,4
20%-ный раствор сульфата аммония + 0,01%-ный 2,4-Д	20,8	55,5	96,5	57,5
20%-ный раствор нитроаммофоса	16,5	57,5	93,0	69,9
20%-ный раствор нитроаммофоса + 0,01%-ный 2,4-Д	17,9	64,5	95,0	65,1

Поздняя внекорневая подкормка увеличивает урожай зерна на 0,08 кг с 1 м², улучшает пищевые и посевные качества семян и даже несколько стимулирует созревание, что видно по значительному снижению влажности зерна риса при уборке. Последний показатель очень важен в условиях Кубани, так как, когда уборка риса совпадает с пониженными температурами и осадками, качество продукции ухудшается.

Для ускорения созревания растений риса на 5—7 дней применяют внекорневые обработки растений раствором двойного суперфосфата с микродозами 2,4-Д (табл. 11).

11. Химический состав зерна риса сорта Краснодарский 424 от действия обработок (в % на сухое вещество) (Яковлева, 1976)

Обработка	Азот	Фосфор	Крах- мал	Клет- чатка	Жир	Зола
Вода	1,65	0,304	68,7	0,90	3,5	1,40
0,01%-ный раствор 2,4-Д	1,65	0,306	69,5	0,89	3,6	1,41
20%-ный раствор суперфосфата + 0,01%-ный 2,4-Д	1,71	0,320	71,4	0,91	3,7	1,40
20%-ный раствор аммофоса + 0,01%-ный 2,4-Д	1,70	0,313	70,8	0,91	3,6	1,40
20%-ный раствор нитрата аммония + 0,01%-ный 2,4-Д	1,66	0,306	72,7	0,92	3,4	1,40

Применяемые обработки ускоряют естественное старение растений, в результате чего усиливается гидролиз веществ и повышается скорость оттока пластических веществ из вегетативных органов в зерно. Больше всего накапливается фосфора от действия двойного суперфосфата, что положительно сказывается на семенных качествах риса и росте проростков.

Правильное применение удобрений значительно улучшает качество корнеплодов сахарной свеклы. Фосфорные удобрения повышают их сахаристость в среднем на 0,2—0,3%, калийные — на 0,5—0,6%, а при совместном внесении в отдельных случаях и до 2%. Азотные удобрения при одностороннем внесении снижают сахаристость и увеличивают содержание «вредного» азота в корнях. От внесения полного минерального удобрения вредного действия азота на качество свеклы не наблюдается (табл. 12).

Навоз повышает сахаристость сахарной свеклы в среднем на 0,4—0,5%, а в отдельных случаях на 1—1,5%. Орошение усиливает действие удобрений, особенно в Казахстане, Киргизии и Грузии и несколько снижает в Харьковской, Воронежской и Курской областях.

12. Влияние азота на сахарной свеклы

Дозы элементов питания

Контроль
Р₉₀ К₆₀
N₃₀ Р₉₀ К₆₀
N₆₀ Р₉₀ К₆₀
N₉₀ Р₉₀ К₆₀
N₁₂₀ Р₉₀ К₆₀

На фоне навозного удобрения, затем лесных почвах. Н урожай и сахаристых и унавоженных слабо действует сахаристость, выходу сахара, полному минерально обрабатывают цинка, молибдата 0,03%-ным раствором

13. Изменения микро

Вариант

Контроль
Бор
Цинк
Молибден
Марганец

Из всех микроэлементов положительное влияние на сахарную свеклу. Снижение резко уменьшает выход белого бавка урожая

12. Влияние азота на накопление сахарозы (в г) в корнеплоде сахарной свеклы сорта Кубанский полигибрид-9 (Чумак, 1976)

Дозы элементов питания	Сроки наблюдения				
	1/VI	1/VII	1/VIII	1/IX	1/X
Контроль	1,04	12,2	42,9	58,0	64,1
P ₉₀ K ₆₀	1,06	13,4	44,5	60,5	68,2
N ₃₀ P ₉₀ K ₆₀	1,56	14,7	48,5	67,0	76,4
N ₆₀ P ₉₀ K ₆₀	1,96	16,5	51,6	69,5	79,4
N ₉₀ P ₉₀ K ₆₀	2,04	17,6	58,0	77,7	86,8
N ₁₂₀ P ₉₀ K ₆₀	1,97	18,7	55,9	76,8	85,9

На фоне навоза высокую эффективность дает полное удобрение, затем азотное и калийное, особенно на серых лесных почвах. Наличие натрия положительно влияет на урожай и сахаристость свеклы на структурных, карбонатных и унавоженных почвах. На мощных черноземах магний слабо действует на урожай корней, зато увеличивает сахаристость до 1,2%. Увеличению сахаристости и выходу сахара способствуют микроэлементы на фоне полного минерального удобрения. Перед посевом семена обрабатывают 0,05%-ными растворами сернокислого цинка, молибдата аммония, сернокислого марганца и 0,03%-ным раствором борной кислоты (табл. 13).

13. Изменение качества сахарной свеклы под влиянием микроэлементов (Аникеев и др., 1977)

Вариант	Сахаристость (в %)	Зола (в %)	Выход патоки (в %)	Выход белого сахара (в %)	Количество меляссы на 10 кг белого сахара, MW-фактор
Контроль	15,9	0,89	6,7	11,6	57,5
Бор	16,3	0,67	5,0	12,8	39,9
Цинк	17,4	0,79	5,9	13,4	44,1
Молибден	16,9	0,77	5,8	13,1	44,2
Марганец	17,1	0,93	7,1	12,6	53,3

Из всех микроэлементов бор оказал значительное положительное влияние на качество корнеплодов сахарной свеклы. Снижена зольность, повышена сахаристость и резко уменьшен MW-фактор, что говорит о повышении выхода белого сахара. Кроме того, от бора получена прибавка урожая корней 65,4 ц с 1 га.

Картофель с урожаем выносит больше питательных веществ, чем зерновые, лен, многолетние и однолетние травы, но меньше, чем сахарная и кормовая свекла, поэтому картофелю необходимы органические и минеральные удобрения в комплексе в течение вегетационного периода. Прекрасно действуют торфонавозные, торфо-жиловые, торфофекальные и торфофосфорные компосты. Прибавка урожая от 15—20 т торфофекального компоста составляет 55—80 ц с 1 га на дерново-подзолистых почвах. Древесная зола положительно влияет на урожай картофеля в условиях кислых и торфянистых почв. Навоз в умеренной дозе (20—30 т на 1 га) на легких почвах незначительно снижает крахмалистость клубней (на 0,5—1%); увеличение дозы навоза до 40 т на 1 га резко снижает содержание крахмала. Особенно заметно это на суглинистых и черноземных почвах. Полное минеральное удобрение еще сильнее снижает крахмалистость клубней, чем навоз. Особенно это относится к калию и немного к азоту. Все удобрения способствуют повышению урожая картофеля за счет крупности клубней и лишь хлорсодержащие калийные удобрения не только снижают урожай, но и ухудшают семенные качества этой культуры.

там питания и вла-
пластичностью, она
разным почвенно-кл
зуется высокой отз
удобрения удлиняю
способствует повыш
ва. Однако азот уве
лубоволокнистый с
стые клетки — тонк
ток можно внесение
выход длинного во
гибкость. Кроме то
шую способность к
дильные свойства
противоположное
фосфорно-калийно
получение высоко

14. Химически произрастания

Ялта
Краснодар
Новосибирск

ботка семян льна 0,05%-ным раствором борной кислоты, 0,02%-ным раствором сернокислой меди и 0,03%-ным раствором сернокислого цинка или внекорневая подкормка растений бор- и медьсодержащими удобрениями в той же концентрации, что и при обработке семян.

Конопля, как и лен, весьма требовательна к элементам питания и влажности почвы. Обладая биологической пластичностью, она легко приспосабливается к разнообразным почвенно-климатическим условиям и характеризуется высокой отзывчивостью на удобрения. Азотные удобрения удлиняют стебель за счет междоузлий, что способствует повышению выхода волокна и его качества. Однако азот увеличивает диаметр стебля, и при этом лубоволокнистый слой становится рыхлым, а волокнистые клетки — тонкостенными. Исправить этот недостаток можно внесением калия, меди и бора. Увеличивается выход длинного волокна, повышается его крепость и гибкость. Кроме того, калий повышает водоудерживающую способность клеточных стенок, определяющих прядильные свойства волокна. Избыток кальция оказывает противоположное действие. На торфяных почвах на фосфорно-калийном фоне внесение меди обеспечивало получение высокого и качественного урожая конопли.

Табачное растение характеризуется большой пластичностью, его химический состав резко меняется от условий произрастания. Высокое содержание азота, белков, никотина при малом содержании углеводов обуславливают низкое качество табака. Листья такого табака грубые, не имеют приятного аромата и обладают излишней крепостью (табл. 14).

14. Химический состав табака сорта Дюбек разных мест произрастания (в % сухого вещества) (Смирнов, 1960)

Город	Азот	Углеводы	Зола	Эфирное масло	Никотин
Ялта	2,20	17,60	17,07	1,37	1,09
Краснодар	3,02	9,24	18,04	0,11	2,90
Новосибирск	3,74	4,94	18,92	0,21	3,76

В хорошем папиросном табаке содержится азота 2—3%, никотина 1—2,5%. Избыток и недостаток азота снижают качество табачного листа. Фосфор ускоряет созре-

вание листьев, устраняет действие азота и повышает качество табака. В листьях хорошего табака фосфора 0,4—0,7%. Аналогичное действие оказывает на табак калий. Кроме того, повышается содержание углеводов, горючесть, устойчивость к болезням, заморозкам. Хорошие сигарные и папиросные табаки содержат калия 3—5%. Содержание хлора выше 0,4% затрудняет сгорание листьев. Внесение полных минеральных удобрений повышает величину и качество урожая табака. Между отдельными формами

Между отдельными формами азотных и фосфорных удобрений резкой разницы в их действии на табак нет. Лучшей формой калийных удобрений является сернокислый калий. Хлорсодержащие удобрения вносить нельзя, так как снижаются вкусовые достоинства табачного сырья.

ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ

Работа 12. Определение обеспеченности растений элементами питания по анализу клеточного сока (по К. П. Магницкому)

Ход работы. На участке, где нужно определить условия питания, берут образцы в разных местах (не менее чем в 5—10).

Для анализа сока отбирают: у пшеницы — нижнюю часть стебля, лишенную листовых пластинок; у сахарной свеклы, картофеля, томата — черешки листьев среднего яруса; у кукурузы — центральную жилку у основания листа среднего яруса.

С помощью ручного пресса из отобранных частей растений выжимают клеточный сок, пипеткой переносят его по одной капле в углубления фарфоровой (или полиэтиленовой) пластинки. Предварительно пресс с пробой сжимают несколько раз, чтобы разрушить клетки.

Для определения азота к капле сока добавляют 3 капли буферного раствора, затем сухой реактив на азот с лопаточки и перемешивают. Через 1 мин сравнивают окраску с цветной бумажной шкалой или со шкалой образцовых растворов.

Для определения фосфора к капле сока приливают 3 капли воды, раствор перемешивают стеклянной палочкой. Затем чистой пипеткой переносят каплю его в новое углубление пластинки. Добавляют 2 капли реактива на фосфор, перемешивают смесь оловянной палочкой до по-

явления постоянно
сравнивают окр
Для определ

Для опреде-
твор дипикрила-
вносят каплю р-
вают окраску с
рофиллом, резу-
Пример рас

Пример рас
жают в услови
веденной ниже

15. Обес

Условный балл	Условное элемент
1	Очень
2	Низкое
3	Умерен
4	Высоко

Следует пом
недостающего
кое. При хоро
может быть по
в органические

Материалы и
левая лаборатор
(В комплект вход
с углублениями д
вов для определе
тив на азот сохр
дартным растворо
цветной шкале, то
ного комплекта.
вив цинковую пы

Работа

Ход работ
следующим об
1. Подго
сосудов. Для

явления постоянной окраски (примерно 15 с) и сразу сравнивают окраску со шкалой.

Для определения калия к капле сока добавляют раствор дипикриламмината магния, смесь перемешивают, вносят каплю раствора соляной кислоты и сразу сравнивают окраску со шкалой. (Если сок сильно окрашен хлорофиллом, результаты получаются заниженные)

Пример расчета. Тот или иной элемент в соке выражают в условных баллах (или в мг на 1 кг сока) по приведенной ниже шкале (табл. 15).

15. Обеспеченность растений элементами питания по анализу клеточного сока

Условный балл	Условное содержание элементов питания	Содержание (в мг на 1 кг сока)			
		азота	фосфора	калия	магния
1	Очень низкое	100	16	600	40
2	Низкое	250	40	1500	100
3	Умеренное	500	80	3000	200
4	Высокое	1000	160	6000	400

Следует помнить, что в случае голодания содержание недостающего элемента в соке низкое, а других — высокое. При хорошем питании концентрация всех элементов может быть пониженной, так как они быстро переходят в органические соединения.

Материалы и оборудование. Растительные пробы, прибор «Полевая лаборатория К. П. Магницкого» и инструкция к нему. (В комплект входят: ручной пресс для выжимания сока; пластинки с углублениями для проведения капельных реакций; набор реактивов для определения азота, фосфора, калия, магния и хлора. Реактив на азот сохраняется несколько месяцев. Если реактив со стандартным раствором № 4 не дает окраски, указанной на бумажной цветной шкале, то его нужно приготовить заново или взять из запасного комплекта. Испорченный реактив можно использовать, добавив цинковую пыль (0,1 г на 10 г реактива).

Работа 13. Выращивание растений в водной культуре на полной питательной смеси и с исключением элементов

Ход работы. Выполнение этой работы проводится следующим образом.

1. Подготовительная работа. а) *Монтировка сосудов.* Для водных культур употребляются банки ем-

костью 1—3 л (для небольших растений можно и меньше — от 1 л до 500 мл). Горло банки закрывают плоской корковой пробкой (1—2 см), в которой делают три отверстия: первое — в центре для растения, второе — для стеклянной трубки, предназначенной для продувания воздуха, и третье — для деревянной палочки, к которой подвязывается растение. Гнездо для растения лучше сделать так: до центрального отверстия пробки вырезать узкий сектор, который потом легко вынимать и вставлять.

Пробки должны быть пропарафинированы следующим образом: парафин расплавляют на водяной бане и погружают в него пробки на 2—3 мин. После охлаждения с пробок ножом снимается лишний парафин (парафинировать пробки нужно после того, как в них уже сделаны отверстия). При отсутствии корковых пробок горло банки может быть закрыто деревянной или картонной крышкой. Банки накрывают бумажными или матерчатыми чехлами. С внутренней стороны они должны быть черными (для затемнения корневой системы), а снаружи — белыми (для отражения тепловых лучей). Чехлы делают таким образом: отрезают две одинаковые полосы из черного и белого материала, шириной равные высоте банки и длиной немного больше охвата банки, обе эти полосы или склеивают (в случае бумажных чехлов) или сшивают по краям; чехлы надевают на банки, стягивая их вокруг горла банки, для чего по верхнему краю чехла продергивают веревочку.

На дно банки надевают бумажные поддонники, внутри темные, а снаружи белые.

б) *Расчеты и приготовление растворов для питательных смесей* (полная и с исключением того или иного элемента).

В качестве примера возьмем смесь Кнопа.

Полный питательный раствор Кнопа

Название солей	Химическая формула	Количество соли (в г на 1 л воды)
1. Азотнокислый кальций	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	1,00
2. Калий фосфорнокислый первичный	KH_2PO_4	0,25
3. Сернокислый магний	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,25
4. Хлористый калий	KCl	0,125
5. Хлорное железо	Fe_2Cl_6	0,0125

KH_2PO_4 заменяется
KCl
Вычисляют, сколько
фосфора в смеси б
Пример р
 KH_2PO_4 :

2. Определяют
13

Следовательно
Затем вычис
0,125 г KCl.
1. Определяют

2. Определяют

т. е. NaCl на 1 л
Таким обра
си без калия:

Смесь с исключением калия

KH_2PO_4 заменяется $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$
 KCl » NaCl

Вычисляют, сколько нужно взять $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, чтобы количество фосфора в смеси было такое же, как в 0,25 г KH_2PO_4 .

Пример расчета. 1. Определяют количество Р в 0,25 г KH_2PO_4 :

$$136,2 \text{ г } \text{KH}_2\text{PO}_4 - 31,04 \text{ г Р}$$

$$0,25 \text{ г } \text{KH}_2\text{PO}_4 - x \text{ Р}$$

$$x = \frac{31,04 \cdot 0,25}{136,2} = 0,057 \text{ г.}$$

2. Определяют количество $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, содержащей 0,057 г Р:

$$138,07 \text{ г } \text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O} - 31,04 \text{ г Р}$$

$$x \text{ } \text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O} - 0,057 \text{ г Р}$$

$$x = \frac{138,07 \cdot 0,057}{31,04} = 0,25 \text{ г.}$$

Следовательно, на 1 л раствора надо взять 0,25 г $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$.
 Затем вычисляют количество NaCl , которое может заменить 0,125 г KCl .

1. Определяют количество Cl в 0,125 г KCl :

$$74,6 \text{ г } \text{KCl} - 35,46 \text{ г Cl}$$

$$0,125 \text{ г } \text{KCl} - x \text{ Cl}$$

$$x = \frac{35,46 \cdot 0,125}{74,6} = 0,06 \text{ г.}$$

2. Определяют количество NaCl , содержащей 0,06 г Cl.

$$58,5 \text{ г } \text{NaCl} - 35,46 \text{ г Cl}$$

$$x \text{ } \text{NaCl} - 0,06 \text{ г Cl}$$

$$x = \frac{58,5 \cdot 0,06}{35,46} = 0,09 \text{ г,}$$

т. е. NaCl на 1 л надо взять 0,09 г.

Таким образом, получается следующий состав питательной смеси без калия:

$$\left. \begin{array}{l} \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 - 1,00 \text{ г} \\ \text{NaH}_2\text{PO}_4 - 0,25 \text{ »} \\ \text{NaCl} - 0,09 \text{ »} \\ \text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O} - 0,25 \text{ »} \\ \text{Fe}_2\text{Cl}_6 - 0,0125 \text{ »} \end{array} \right\} \text{ на 1 л воды}$$

Смесь с исключением фосфора

KH_2PO_4 заменяем KCl .

Расчеты проводят так же, как в предыдущем случае.

$$1. 136,2 \text{ г } \text{KH}_2\text{PO}_4 - 39,1 \text{ г } \text{K}$$

$$0,25 \text{ г } \text{KH}_2\text{PO}_4 - x \text{ г } \text{K}$$

$$x = \frac{39,1 \cdot 0,25}{136,2} = 0,07 \text{ г}$$

$$2. 74,6 \text{ г } \text{KCl} - 39,1 \text{ г } \text{K}$$

$$x \text{ г } \text{KCl} - 0,07 \text{ г } \text{K}$$

$$x = \frac{74,6 \cdot 0,07}{39,1} = 0,13 \text{ г.}$$

Следовательно, вместо 0,25 г KH_2PO_4 берется 0,13 г KCl , и состав питательной смеси без фосфора будет следующим:

$$\left. \begin{array}{l} \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 - 1,00 \text{ г} \\ \text{KCl} - 0,255 \text{ »} \\ \text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O} - 0,25 \text{ »} \\ \text{Fe}_2\text{Cl}_6 - 0,0125 \text{ »} \end{array} \right\} \text{ на 1 л воды}$$

Смесь с исключением азота

При исключении азота $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ заменяют $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$.

$$1. 164,0 \text{ г } \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 - 40,04 \text{ г } \text{Ca}$$

$$1,0 \text{ г } \text{Ca}(\text{NO}_3)_2 - x \text{ г } \text{Ca}$$

$$x = \frac{40,04 \cdot 1,00}{164,0} = 0,24 \text{ г.}$$

$$2. 172,16 \text{ г } \text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O} - 40,04 \text{ г } \text{Ca}$$

$$x \text{ г } \text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O} - 0,24 \text{ г } \text{Ca}$$

$$x = \frac{172,16 \cdot 0,24}{40,04} = 1,03 \text{ г.}$$

Состав питательной смеси без азота следующий:

$$\left. \begin{array}{l} \text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O} - 1,03 \text{ г} \\ \text{KH}_2\text{PO}_4 - 0,25 \text{ »} \\ \text{KCl} - 0,125 \text{ »} \\ \text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O} - 0,25 \text{ »} \\ \text{Fe}_2\text{Cl}_6 - 0,0125 \text{ »} \end{array} \right\} \text{ на 1 л воды}$$

При исключении
ших исключаемый
аналогично.

в) Приготовле-
лей. Концентри-
стиллированной

При многократ-
воров удобнее
растворами со-
во соли, нужно
Расчеты при-
створа.

Примеры
1 л питательной
держали бы 1 г в

т. е. нужно взять
ра, 5 мл которого
2. На 1 л пи-
тельно, нужно и
содержалось бы

В 5 мл
» 1000 »

т. е. надо взять
в 1 мл которого
Для пригото-
·7H₂O берется

2. Закл
ных смесей.

в которых б
рандашом д
которого буд

Затем в
концентриро
объем. Так
одинаковому
количеству
до указанно

При исключении других элементов и при замене солей, содержащих исключаемый элемент другими солями, все расчеты проводят аналогично.

в) *Приготовление концентрированных растворов солей.* Концентрированные растворы солей готовят на дистиллированной или дождевой воде.

При многократном приготовлении питательных растворов удобнее всего пользоваться концентрированными растворами солей, содержащими в 5 или 10 мл количество соли, нужное на 1 л смеси.

Расчеты проводят на 1 л концентрированного раствора.

Примеры расчета. 1. Необходимо взять 1 г $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ на 1 л питательной смеси. Как приготовить раствор, 5 мл которого содержали бы 1 г вещества?

В 5 мл содержится 1 г вещества

» 1000 » » » » »

$$x = \frac{1 \cdot 1000}{5} = 200 \text{ г},$$

т. е. нужно взять 200 г $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ на 1 л концентрированного раствора, 5 мл которого будет содержать 1 г вещества.

2. На 1 л питательной смеси берут 0,25 г KH_2PO_4 . Следовательно, нужно иметь концентрированный раствор, в 5 мл которого содержалось бы 0,25 г вещества.

В 5 мл раствора содержится 0,25 г вещества

» 1000 » » » » »

$$x = \frac{0,25 \cdot 1000}{5} = 50 \text{ г},$$

т. е. надо взять 50 г KH_2PO_4 на 1 л концентрированного раствора, в 1 мл которого будет 0,25 г вещества.

Для приготовления концентрированного раствора соли $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ берется тоже 50 г вещества на 1 л, а KCl — 25 г и т. д.

2. *Закладка опыта.* а) *Составление питательных смесей.* Прежде всего измеряют объем тех сосудов, в которых будут выращивать растения. На сосуде карандашом для стекла отмечают положение уровня, до которого будет налит раствор.

Затем вычисляют, какое количество миллилитров концентрированных растворов надо брать на данный объем. Так как растворы всех солей приготовлены по одинаковому расчету, то их отмеривают по одинаковому количеству миллилитров и затем доливают сосуды водой до указанной черты.

б) *Установление pH питательной смеси.* Очень часто неудачи опыта с водными культурами растений бывают обусловлены тем, что в растворах питательных солей с течением времени устанавливается неблагоприятное для растений pH. Особенно часто это имеет место в схемах с исключением того или иного элемента. Поэтому необходимо с самого начала опытов следить за тем, чтобы pH во всех сосудах было одинаково. Большинство растений, с которыми обычно экспериментируют в лаборатории, дает лучший рост при pH 6—7. Следовательно, в самом начале опыта необходимо установить pH в этих пределах и следить время от времени за тем, чтобы оно не слишком изменялось как в кислую, так и в щелочную сторону. Для определения pH в растворах солей водных культур можно применять колориметрический метод, хотя он и менее точен.

Подкисление и подщелачивание питательного раствора при изменении pH проводят при помощи слабого раствора едкого натра (NaOH) или соляной кислоты (HCl) (вместо соляной кислоты лучше вносить лимонную).

в) *Посадка растений в банки.* Совершенно одинаковые растения из имеющейся рассады высаживают в сосуды, в которых будет идти их дальнейшее развитие. При посадке сначала осторожно просовывают корневую систему в среднее отверстие пробки (корни направляют смоченной мягкой кисточкой). Проростки злаков лучше просовывать надземной частью. Растение закрепляется в отверстии кусочком простой ваты.

г) *Составление таблиц.* Результаты наблюдений записывают в дневник в виде таблиц, составленных для измерения величины надземных частей растения и для учета количества поглощенной воды.

Состав питательной смеси	№ сосудов	Величина надземной части (в см)				
		5/V	10/V	15/V	20/V	25/V
Полный	1					
»	2					
Без азота	3					
»	4					
»	5					
и т. д.	6					
	и т. д.					

3. Наблюдения проводят ежедневно. Если в течение работы растения не пожелтели, то работу продолжают. Если пожелтели, то работу прекращают. Всякие изменения отмечают на графике и т. д.

Растения помещают в чашки Петри, в которые наливают по 10 мл раствора в солевой раствор. В нем можно

В середине и длиной 10 см. Воду доливают до уровня, когда она коснется

Смену раствора делают каждые 5 дней. Для подвешивания растений используют

4. Личность эксперимента. Количество воды, поглощенной растением, определяют

б) Первую корневую систему вынимают из раствора и высушивают на фильтровальной бумаге

в) Для взвешивания растения помещают в бумажный пакет и взвешивают. Пакет помещают

3. Наблюдения за культурами. Наблюдения проводят в определенные, строго установленные сроки. Если в один день трудно сделать все наблюдения, то работу распределяют так, чтобы одно и то же явление для всего опыта было зарегистрировано в один срок, иначе получатся несравнимые данные. Записи делают четко. Всякого рода отклонения от нормального развития растения указывают в графе примечаний (например: пожелтение листьев, отмирание и т. п.). Также нужно отмечать начало цветения, колошения, плодоношения и т. д.

Растения измеряют миллиметровой линейкой. Количество поглощенной воды определяют по числу миллилитров, которое доливают до установленного уровня раствора в сосуде. Для удобства наблюдения за этим уровнем можно пользоваться следующим приспособлением.

В середину небольшой дощечки шириной в 1,5—2 см и длиной немного больше диаметра горла банки вбивают гвоздик, конец которого должен находиться на высоте установленного ранее уровня раствора в банке. Воду доливают до тех пор, пока кончик гвоздика не соприкоснется с его отражением.

Смену раствора для возобновления исходного состава питательного раствора обычно проводят через каждые 5 дней. При этом достигается лучшее снабжение корневой системы кислородом. При наличии осадка в растворе его перемешивают палочкой или взбалтывают. Для подвязки растений очень удобно пользоваться тонкой звонковой проволокой.

4. Ликвидация опыта. а) Для измерения объема корневой системы ее погружают в мерный цилиндр с водой, первоначальный уровень которой был отмечен. Количество вытесненных миллилитров воды будет соответствовать объему корневой системы.

б) Перед определением сырой массы всего растения корневую систему тщательно обсушивают фильтровальной бумагой (можно газетной).

в) Для определения сухой массы растения помещают в бумажные пакеты (из фильтровальной бумаги), и все взвешивания проводят вместе с пакетом. После окончательного высушивания растений пакет взвешивают отдельно и по разности определяют сухую массу растения. Пакеты с растениями сначала сушат в сухом, теплом помещении, а затем в сушильном шкафу при 100—105° С

(но не выше) в течение 4—6 ч подряд. Если необходимо поставить опыт более точно, растения перед сушкой следует обработать водяным паром. Для этого в кастрюлю с кипящей водой ставят пустую кастрюлю меньших размеров без крышки, в которую помещают растения. Большую кастрюлю плотно закрывают крышкой. Вода при кипении не должна попадать на растения, поэтому в большую кастрюлю воду наливают только на дно. Растение выдерживают на пару 10—15 мин.

г) Результаты опыта иллюстрируют в виде таблиц, кривых и диаграмм, для составления которых можно брать только сравнимые данные.

Примерная таблица учета результатов опыта с водными культурами
Начало опыта Дата уборки

Состав смеси	Высота раствора (в см)	Корневая система			Надземная часть		Примечание
		объем (в см ³)	сырая масса (в г)	сухая масса (в г)	сырая масса (в г)	сухая масса (в г)	
Полный раствор							
»							
Без азота							
»							
и т. д.							

По содержанию таблицы могут быть и другими, например: прирост растений при разных условиях развития, поглощение воды и т. д. Эти же данные можно изобразить и в виде кривых. В виде диаграмм можно показать объем корневых систем, сырую и сухую массу растений.

д) Полученные данные оформляются в виде курсовой работы с использованием литературных источников по соответствующей сельскохозяйственной культуре. Правильно организованное лабораторное занятие поможет учащимся приобрести навык ведения научных опытов, и научиться анализировать цифровой материал, что облегчит им в дальнейшем проведение полевых исследований.

Материалы и оборудование. Семена разных растений; реактивы: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KH_2PO_4 , $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, KCl , Fe_2Cl_6 , $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, NaCl , $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$; мензурки на 100 и 500 мл, бутылки для раство-

ров, кюветки, плоскости с разновесами (острый), нож с миллиметровым (материя, бумага), стые нитки, тесемочные палочки, и рассады.

1. В чем особенность тания?
2. Все ли имеют нию?
3. Как реакция с
4. Зачем нужен
5. Какова физиология питания и по хозяйственных

ров, кюветки, плоские чашки (бактериологические), водяная баня, весы с разновесами, примус, тигельные щипцы, сверла пробочные, нож (острый), ножницы, иголки толстые, пинцет, кисточка, линейка с миллиметровыми делениями длиной 100 см, материал для чехлов (материя, бумага), корковые пробки к банкам, марля, шнурок, толстые нитки, тесемка, столярный клей, фильтровальная бумага, деревянные палочки, звонковая проволока, сосуды для водных культур и рассады.

Контрольные вопросы

1. В чем особенность корня как органа поглощения элементов питания?
2. Все ли имеющиеся в почве катионы и анионы необходимы растению?
3. Как реакция среды влияет на состав питательного раствора?
4. Зачем нужен растениям круговорот веществ в природе?
5. Какова физиолого-биохимическая суть диагностики минерального питания и получения высокого и качественного урожая сельскохозяйственных культур?

система		Надземная часть		Примечания
масса (в г)	сухая масса (в г)	сырая масса (в г)	сухая масса (в г)	
				внешний вид растений

РАЗДЕЛ ШЕСТОЙ

ПРЕВРАЩЕНИЕ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Превращение органических веществ в минеральные и обратно, взаимопревращения органических веществ в живом организме возможны только при обмене веществ между растением и внешней средой. Без обмена нет жизни. Любая, казалось бы, безжизненная ткань, подобная покоящемуся зерну, находится в состоянии непрерывного обмена веществ, непрерывного взаимодействия с окружающей средой. Азот, ассимилированный в виде аниона азотной кислоты, быстро проникает во все органы и обновляет их химический состав.

Обмен веществ складывается из множества отдельных химических реакций, протекающих в организме. Установлена тесная взаимосвязь между процессом поглощения и усвоения питательных веществ — *ассимиляцией* и процессом их разложения и выделения — *диссимиляцией*.

Ассимиляция углекислого газа и биосинтез органических соединений у некоторых микроорганизмов происходят благодаря энергии, образующейся при окислении различных неорганических веществ: сероводорода, аммиака, азотистой кислоты и соединений железа. Поскольку биосинтез органических веществ происходит за счет энергии окисления неорганических соединений, он называется *хемосинтезом*. У высших растений, животных и некоторых микроорганизмов синтетические реакции осуществляются за счет энергии дыхания или брожения, поэтому такой синтез называется *биологическим* или *биосинтезом*. Живой организм может биосинтезировать любое органическое вещество, необходимое для его жизнедеятельности. Белки, липиды и углеводы могут взаимопревращаться через продукты полураспада, образующиеся во время созревания и прорастания зерна.

В зеленых
ном в проце
кислота прев
козу, фрукто
моносахарид
ных реакций
содержащим
папоротника
Большое кол
растущих ча
процессах пр

Фосфодиоксиан

Взаимопо
лизируются
во всех ми
вращение г
действием
трифосфата
во фруктозо
действием
фруктокина
фосфата во

Биосинте
меном. У са
к снижению
процесс к
который п
в ряде суб
ренос назы

Глюкозо-1-ф

Глюкозидо-1

Реакции
ниях и по
рующей би
(УДФГ) и

ПРЕВРАЩЕНИЕ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ УГЛЕВОДОВ

В зеленых растениях углеводы образуются в основном в процессе фотосинтеза, когда фосfogлицериновая кислота превращается в различные моносахариды: глюкозу, фруктозу, маннозу, галактозу и др. Образование моносахаридов происходит в результате ферментативных реакций, катализируемых ферментом альдолазой, содержащимся в микроорганизмах и высших растениях: папоротниках, хвойных, однодольных и двудольных. Большое количество альдолазы сосредоточено в активно растущих частях растений. Это важнейший фермент в процессах превращения сахаров в растениях.

Фосфодиоксиацетон + 3-фосfogлицериновый альдегид

← Альдолаза → фруктозо-1,6-дифосфат.

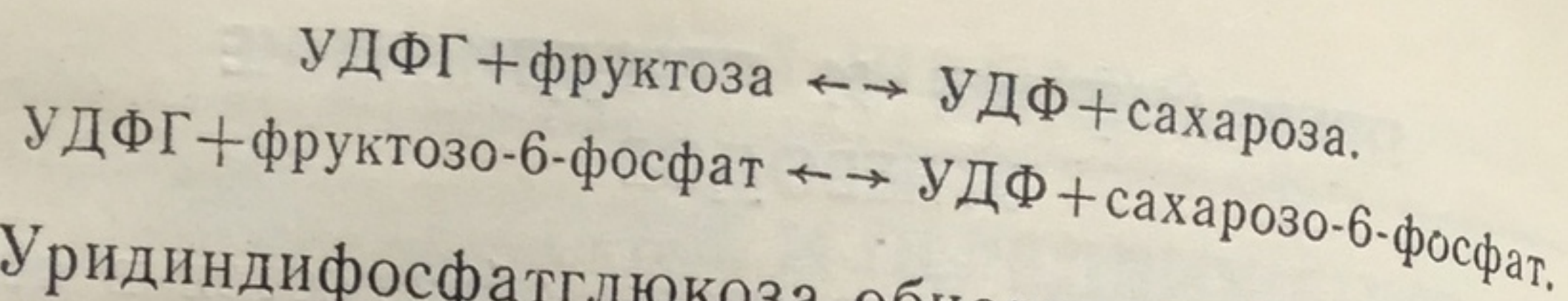
Взаимопревращения фосфорных эфиров сахаров катализируются ферментами фосфатазами, обнаруженными во всех микроорганизмах, растениях и животных. Превращение глюкозы в глюкозо-6-фосфат происходит под действием фермента гексокиназы и участия аденозинтрифосфата. Обратное превращение глюкозо-6-фосфата во фруктозо-6-фосфат и маннозо-6-фосфат возможно под действием фермента глюкозофосфатизомеразы; фосфофруктокиназа катализирует превращение фруктозо-6-фосфата во фруктозо-1,6-дифосфат.

Биосинтез сахарозы тесно связан с фосфорным обменом. У сахарной свеклы фосфорное голодание приводит к снижению сахарозы в корне и листьях. Этот процесс катализирует фермент сахарозофосфорилаза, который переносит глюкозный остаток, содержащийся в ряде субстратов, к различным акцепторам. Такой перенос называется трансгликозилированием.

Глюкозо-1-фосфат + фруктоза ↔ сахароза + фосфорная кислота.

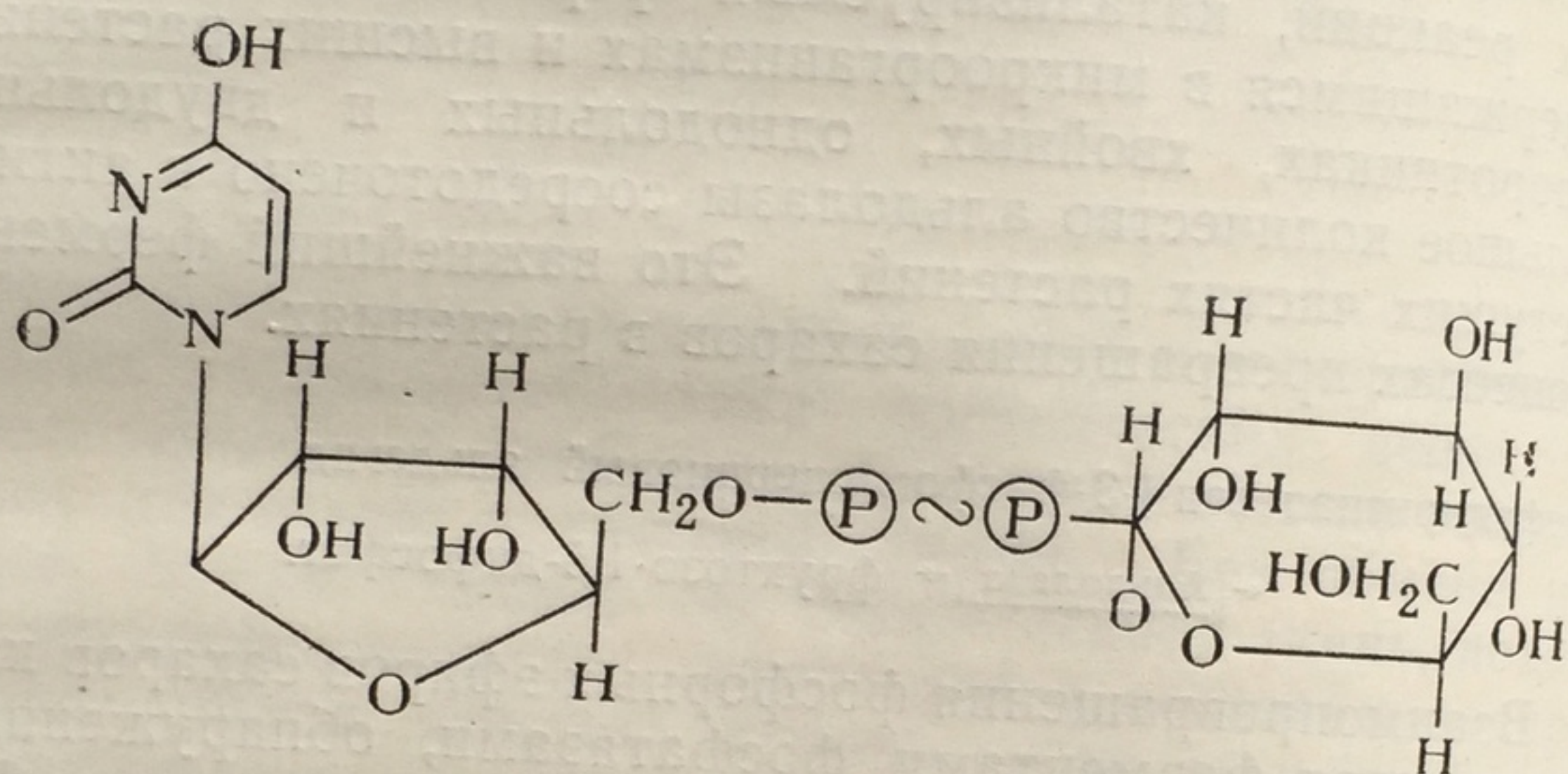
Глюкозидо-1-ксилокетозид + фруктоза ↔ глюкозидо-1-фруктозид (сахароза) + ксилокетоза.

Реакции трансгликозилирования протекают в растениях и под действием ферментной системы, катализирующей биосинтез сахарозы из уридиндифосфатглюкозы (УДФГ) и фруктозы.



Уридиндифосфатглюкоза обнаружена у пшеницы, кукурузы, бобов, земляной груши, гороха, картофеля, сахарной свеклы, шпината, фасоли, банана и зеленой водоросли хлореллы.

Ниже представлено ее строение:



Биосинтез широко распространенных в растениях рафинозы и крахмала осуществляется ферментами трансферазами, которые переносят остаток галактозы при образовании рафинозы и остаток глюкозы при образовании крахмала с уридиндифосфатгалактозы или уридиндифосфатглюкозы на сахарозу.

Примером взаимного превращения сахарозы и крахмала служат процессы, происходящие в клубнях картофеля при хранении (табл. 16).

16. Превращение углеводов в картофеле, хранившемся две недели при 0° С (Кретович, 1971)

Углеводы	Содержание в картофеле (в % от сухой массы)	
	до хранения	после хранения
Крахмал	67,0	61,0
Глюкоза	0,6	0,8
Фруктоза	0,2	1,5
Сахароза	1,1	6,7
Глюкозо-1-фосфат	0,0	0,2
Глюкозо-6-фосфат	3,5	0,7
Фруктозо-6-фосфат	0,2	2,5

Аналогичные п...
топинамбура (зем...
земле. К весне зн...
ется в сахарозу.

В растениях н...
зирующие реакции...
зидов и сахарозы...
полифруктозид и...
реносится с инули...
свидетельствуют о...
щих взаимных фе...
фруктозы, сахароз...

Пентозы обра...
альдоновых кисл...
фоглюконовой к...
который под дейс...
щается в рибозос...
ходным веществом...
зы и других пенто...
щиеся пентозы по...
(ТК) и трансаль...
тетрозы, пентозы,

Ксилулозо-5-фосфат + ...
фат

Седогептулозо-7-фосф...
30-

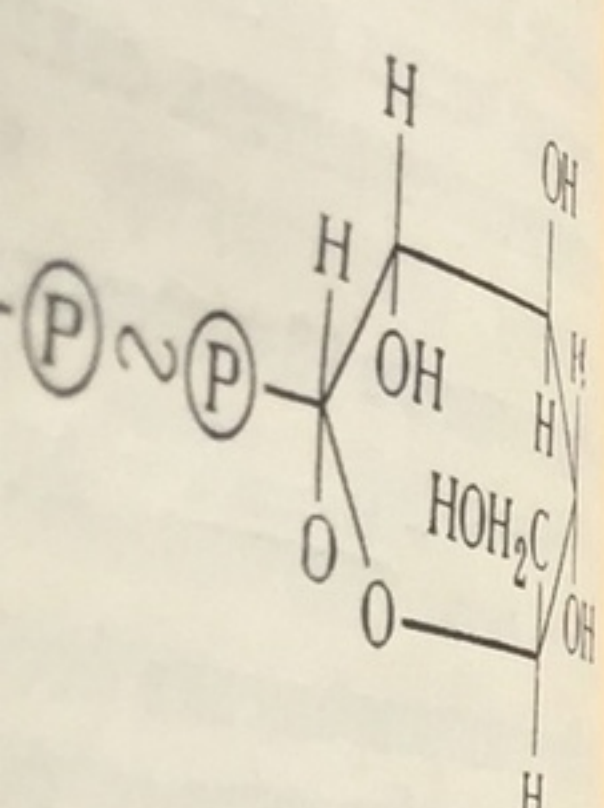
Фруктозо-6-фосфат + ...
ф

Биосинтез ге...
растениях осущес...
стем, кофермент...
а исходным вещ...
вая кислоты.

У некоторых...
сахароспирты: со...
имеется дисахар...
коген.

У бересклета...
шее, что он выст...
верхности листьес...
в углеводном об...

удФ + сахара
 оза обнаружена у пше
 груши, гороха, картофе
 фасоли, банана и зеле
 строение:



страненных в растениях
 является ферментами тра
 т остаток галактозы пр
 ок глюкозы при образо
 ат галактозы или уриди

ащения сахарозы и кра
 ходящие в клубнях кар

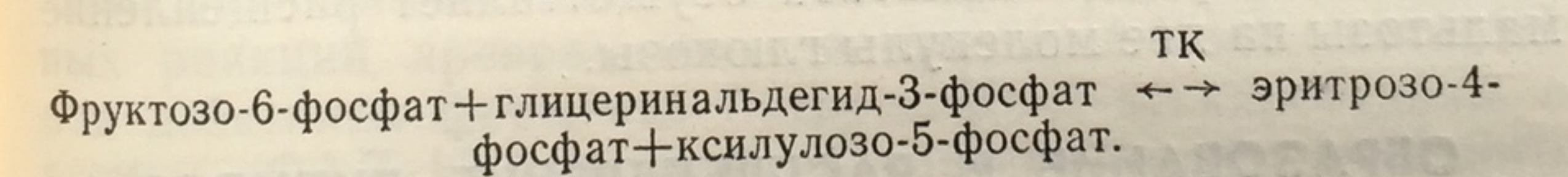
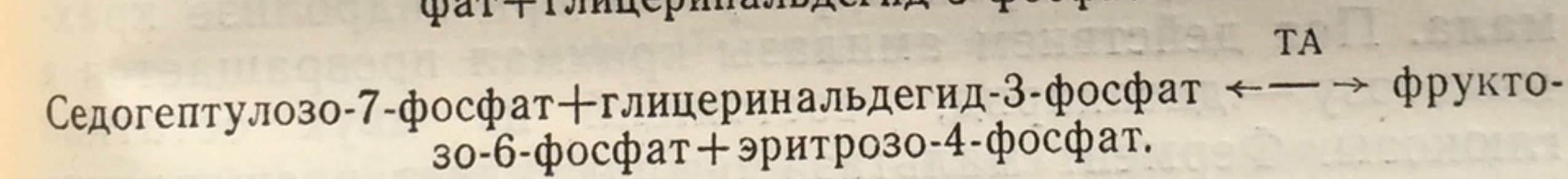
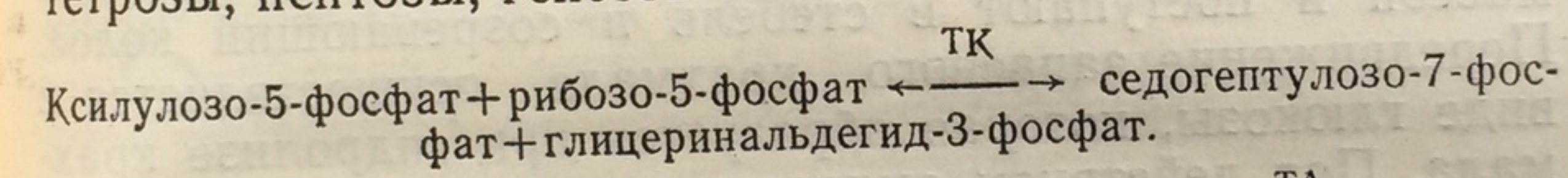
картофеле, хранившемся
 Кротович, 1971)

Содержание в картофеле (в % от сухой массы)	
до хранения	после хранения
67,0	61,0
0,6	0,8
0,2	1,3
0,2	6,7
1,1	0,2
0,0	0,7
3,5	2,5
0,2	

Аналогичные превращения наблюдаются в клубнях топинамбура (земляная груша), оставленных осенью в земле. К весне значительная часть инулина превращается в сахарозу.

В растениях найдены ферментные системы, катализирующие реакции взаимного превращения полифруктозидов и сахарозы. При этом сахароза превращается в полифруктозид и свободную глюкозу или фруктоза переносится с инулина на сахарозу. Приведенные данные свидетельствуют о необыкновенной легкости происходящих взаимных ферментативных превращений глюкозы, фруктозы, сахарозы, крахмала и инулина.

Пентозы образуются путем декарбоксилирования альдоновых кислот. При декарбоксилировании фосфоглюконовой кислоты образуется рибулозофосфат, который под действием рибулозофосфатизомеразы превращается в рибулозофосфат. Рибулозофосфат является исходным веществом для биосинтеза арабинозы, ксилулозы и других пентоз и их фосфорных эфиров. Образующиеся пентозы под действием ферментов транскетолазы (ТК) и трансальдолазы (ТА) превращаются в триозы, тетрозы, пентозы, гексозы и гептозы.



Биосинтез гемицеллюлоз и пектиновых веществ в растениях осуществляется при участии ферментных систем, коферментом которых является уридиндифосфат, а исходным веществом — глюкуроновая и галактуроно-вая кислоты.

У некоторых растений роль моносахаридов играют сахароспирты: сорбит, дульцит, маннит; вместо сахарозы имеется дисахарид трегалоза, а вместо крахмала — гликоген.

У бересклета содержание дульцита настолько большое, что он выступает в виде твердых выделений на поверхности листьев. В плодах груш и слив важную роль в углеводном обмене играет сорбит, а в созревающих

плодах маслины — маннит. Большое количество маннита содержится в заразихе, паразитирующей на корнях подсолнечника, в бурых водорослях и грибах. Дрожжевые клетки содержат много (40%) гликогена, который легко превращается в трегалозу и маннит.

Таким образом, биосинтез различных олигосахаров и полисахаридов — сахарозы, трегалозы, раффинозы, крахмала, маннана, хитина, гемицеллюлоз, пектина и клетчатки — происходит под действием ферментных систем, катализирующих реакции трансгликозилирования, в которых коферментом и источником остатков сахаров являются различные нуклеозиддифосфатсахара.

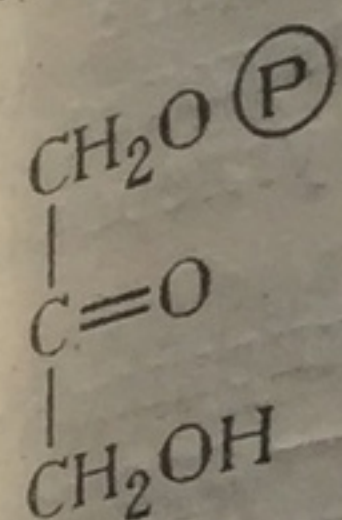
Крахмал, накапливающийся в листьях при фотосинтезе, быстро превращается в сахарозу, которая является важнейшей транспортной формой углеводов в растении. Сахароза перетекает из листа в семена, клубни и луковицы по ситовидным трубкам флоэмы, где снова превращается в крахмал или инулин. У злаков и лилейных роль транспортных углеводов, оттекающих из листьев, наряду с сахарозой играют левулёзаны. У ржи углеводы, образующиеся при фотосинтезе, превращаются в левулёзаны с различной относительной молекулярной массой и поступают в стебель и созревающий колос. Передвижение запасного крахмала осуществляется в виде глюкозы, которая образуется при гидролизе крахмала. Под действием амилазы крахмал превращается в мальтозу — дисахарид, состоящий из двух остатков глюкозы. Фермент мальтаза осуществляет расщепление мальтозы на две молекулы глюкозы.

ОБРАЗОВАНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИПИДОВ

Липиды в отличие от большинства углеводов нерастворимы в воде, поэтому не могут передвигаться по растению. Биосинтез липидов происходит во всех тканях растений из водорастворимых веществ, притекающих к ним. Впервые процессы биосинтеза липидов были изучены советским биохимиком С. Л. Ивановым. Им установлено, что углеводы, поступающие из листьев, являются исходными веществами для биосинтеза липидов.

При биосинтезе жирные кислоты соединяются не со свободным глицерином, а с глицерол-3-фосфатом, который образуется из фосфодиоксиацетона под действием

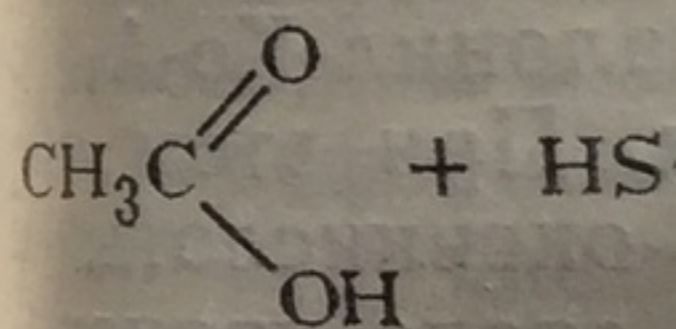
фермента
НАД·Н₂:



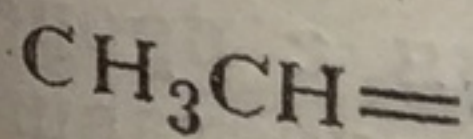
фосфодиоксиацет

Под действием
ся остаток фосфо
глицерин.

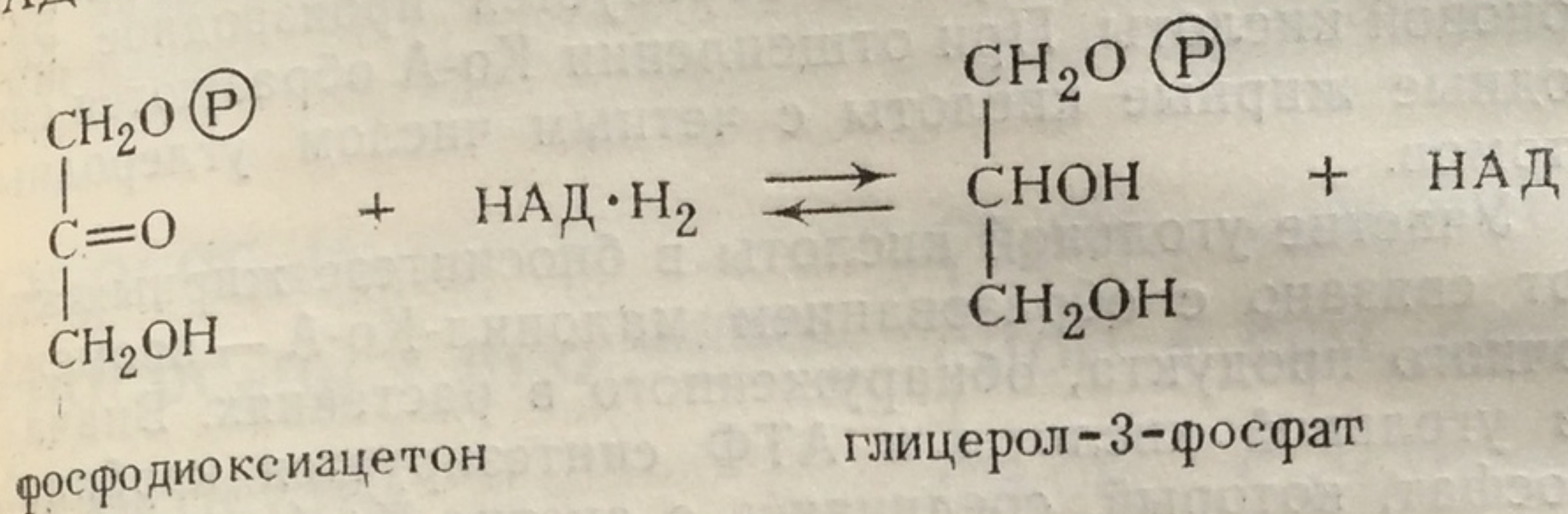
Биосинтез жи
сти ацетил-Ко-А
пути уксусная к
энергии АТФ и
синтетазы, превр



В дальнейш
ных реакций п
под действием
агоном ФАД·
масляной кисло

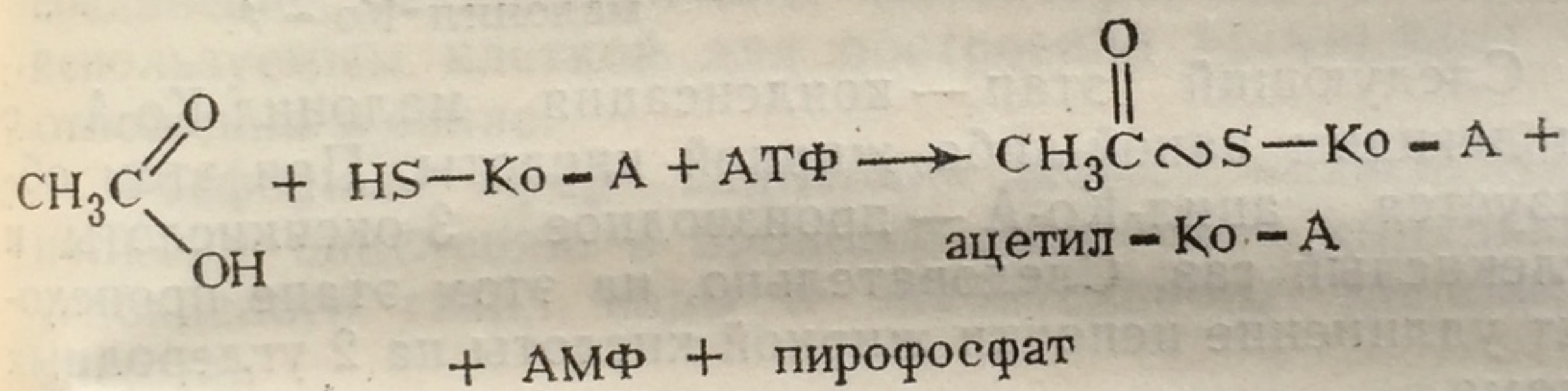


фермента глицерофосфатдегидрогеназы с агонимом
НАД·Н₂:

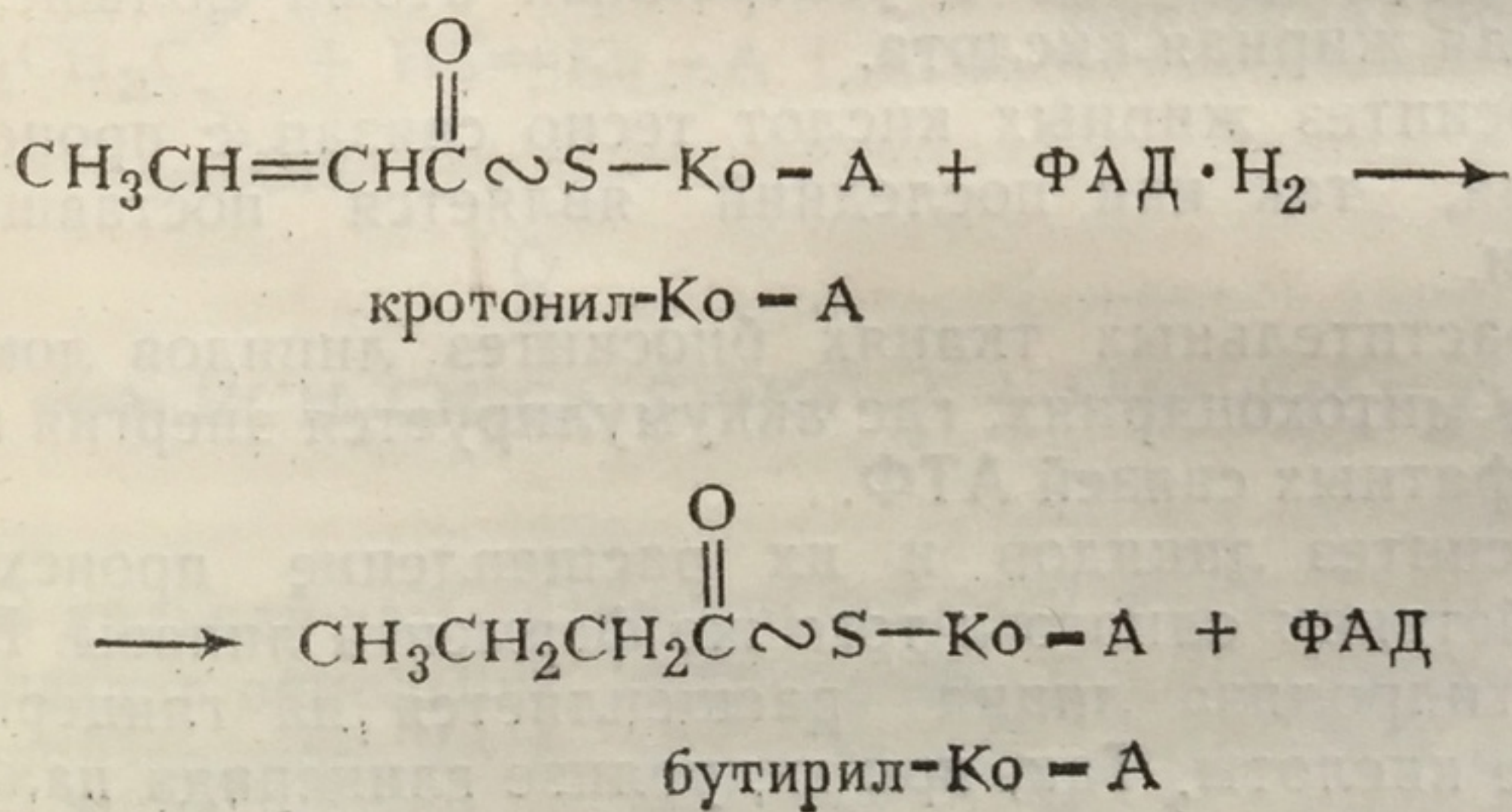


Под действием ферментов фосфатаз может отщепиться остаток фосфорной кислоты и образуется свободный глицерин.

Биосинтез жирных кислот осуществляется при участии ацетил-Ко-А и угольной кислоты. В начале первого пути уксусная кислота, соединяясь с Ко-А при участии энергии АТФ и под действием фермента ацетил-Ко-А-синтетазы, превращается в ацетил-Ко-А:

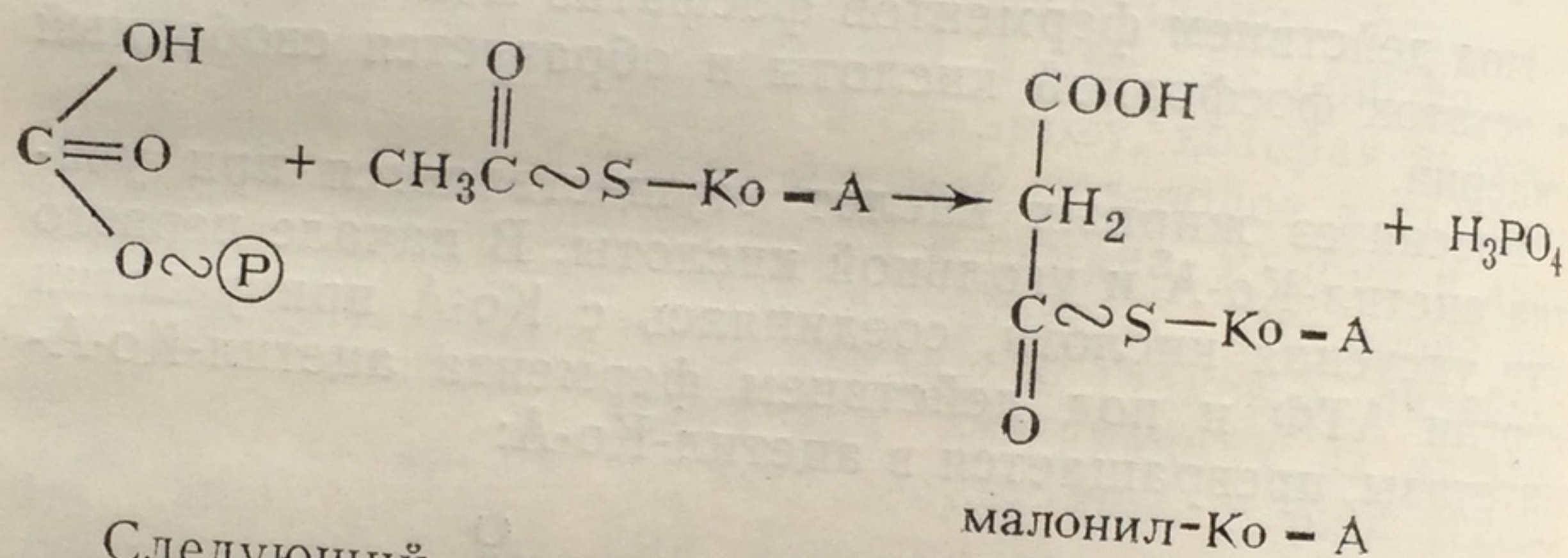


В дальнейшем ацетил-Ко-А через ряд промежуточных реакций превращается в кротонил-Ко-А, который под действием фермента бутирил-Ко-А-дегидрогеназы с агонимом ФАД·Н₂ восстанавливается до производного масляной кислоты — бутирил-Ко-А:



Бутирил-Ко-А, реагируя с новой молекулой ацетил-Ко-А, удлиняет цепочку жирной кислоты еще на 2 углеродных атома, т. е. образуется производное карбоновой кислоты. При отщеплении Ко-А образуются свободные жирные кислоты с четным числом углеродных атомов.

Участие угольной кислоты в биосинтезе жирных кислот связано с образованием малонил-Ко-А — промежуточного продукта, обнаруженного в растениях. Вначале из угольной кислоты и АТФ синтезируется карбонил-фосфат, который, соединяясь с ацетил-Ко-А, превращается в малонил-Ко-А:



Следующий этап — конденсация малонил-Ко-А с альдегидом какой-либо жирной кислоты. При этом образуется ацил-Ко-А — производное 3-окисикислоты и углекислый газ. Следовательно, на этом этапе происходит удлинение цепочки жирной кислоты на 2 углеродных атома.

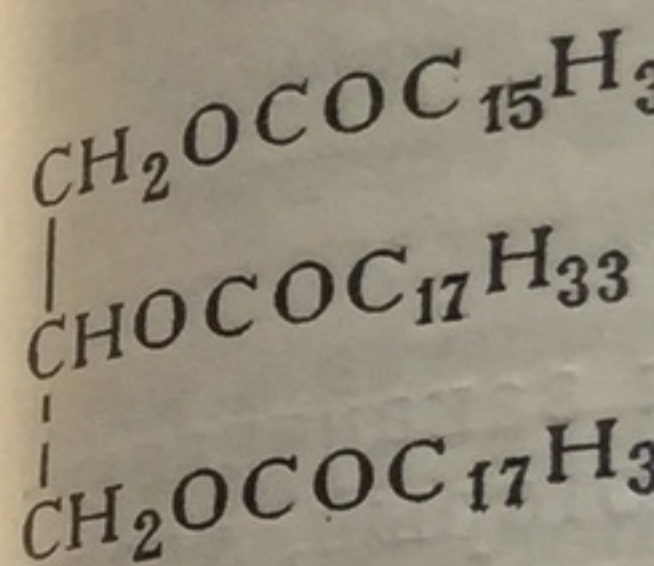
В биосинтезе жирных кислот с участием ацетил-Ко-А на этом этапе происходит конденсация двух молекул ацетил-Ко-А, что приводит к такому же изменению углеродной цепочки. В дальнейшем ненасыщенные производные жирных кислот превращаются в насыщенные, содержащие на 2 углеродных атома больше, чем исходная жирная кислота.

Биосинтез жирных кислот тесно связан с процессом дыхания, так как последний является поставщиком энергии.

В растительных тканях биосинтез липидов локализован в митохондриях, где аккумулируется энергия в виде фосфатных связей АТФ.

Биосинтез липидов и их расщепление происходят под действием одного и того же фермента липазы. В реакции гидролиза липид расщепляется на глицерин и жирные кислоты. Так, при гидролизе глицерида пальми-

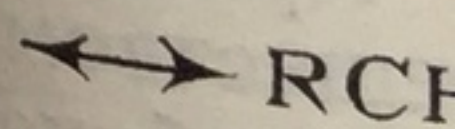
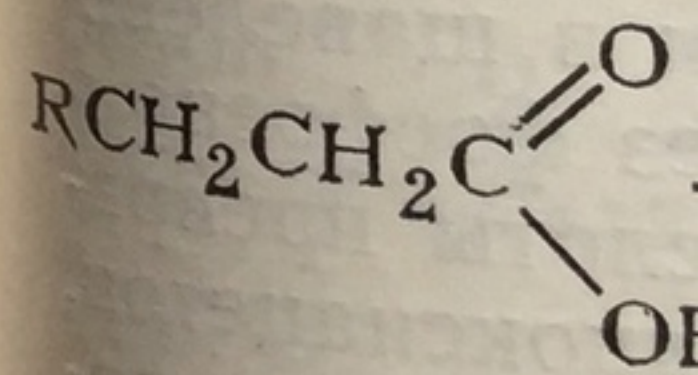
тинодиолеина
ла пальмитин
кислоты:



глицерид

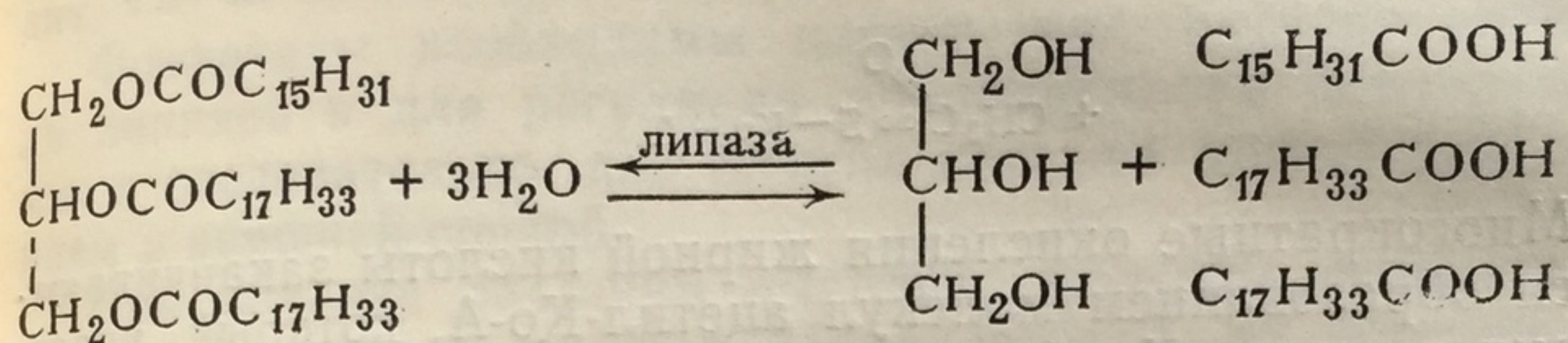
Глицерин
щается в 3-ф
меризуется в
лазы из 3-фос
сиацетона
соединение, д
используемым
отложения в э
Фосфорные
полному окис
углекислого
энергии.

Превраще
участии Ко-А
Ко-А при исп
и превращает
рофосфата:



В дальней
терпевает окис
топроизводно
ацил-Ко-А-ти

тинодиолеина образуются молекула глицерина, молекула пальмитиновой кислоты и две молекулы олеиновой кислоты:

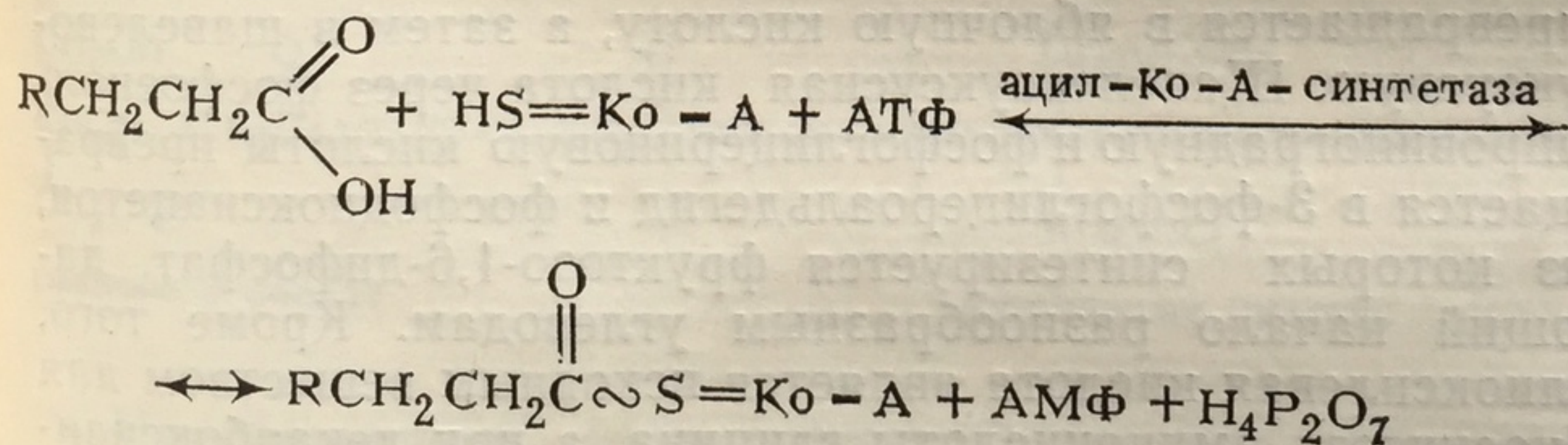


глицерид

Глицерин фосфорилируется, окисляется и превращается в 3-фосфоглицериновый альдегид, который изомеризуется в фосфодиоксиацетон. Под действием альдолазы из 3-фосфоглицеринового альдегида и фосфодиоксиацетона синтезируется фруктозо-1,6-дифосфат — соединение, дающее начало разнообразным углеводам, используемым клеткой для построения органоидов или отложения в запас.

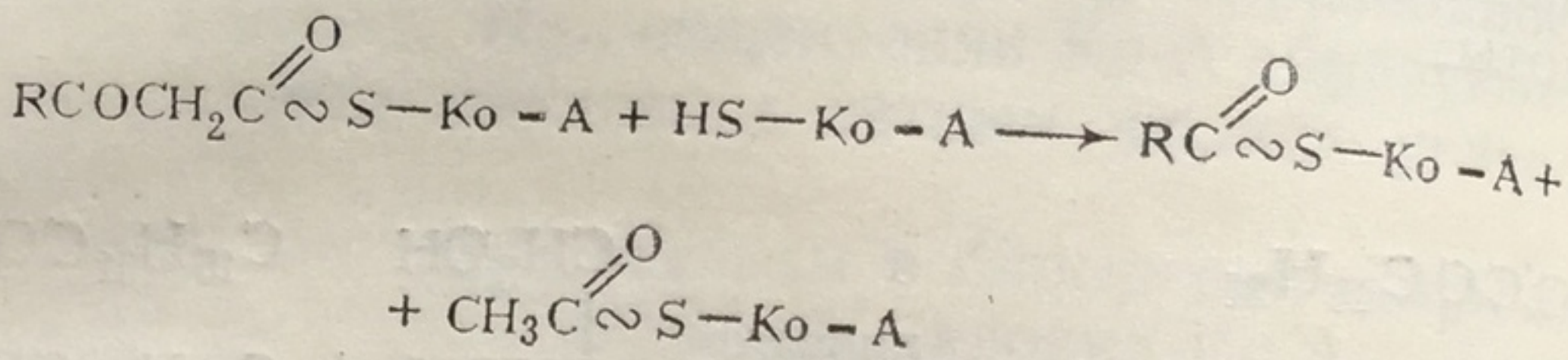
Фосфорный эфир глицерина может подвергнуться полному окислению в процессе дыхания с выделением углекислого газа, воды и значительного количества энергии.

Превращение жирных кислот осуществляется при участии Ко-А. Вначале жирная кислота, соединяясь с Ко-А при использовании энергии АТФ, активизируется и превращается в ацил-Ко-А с выделением АМФ и пироглютата:



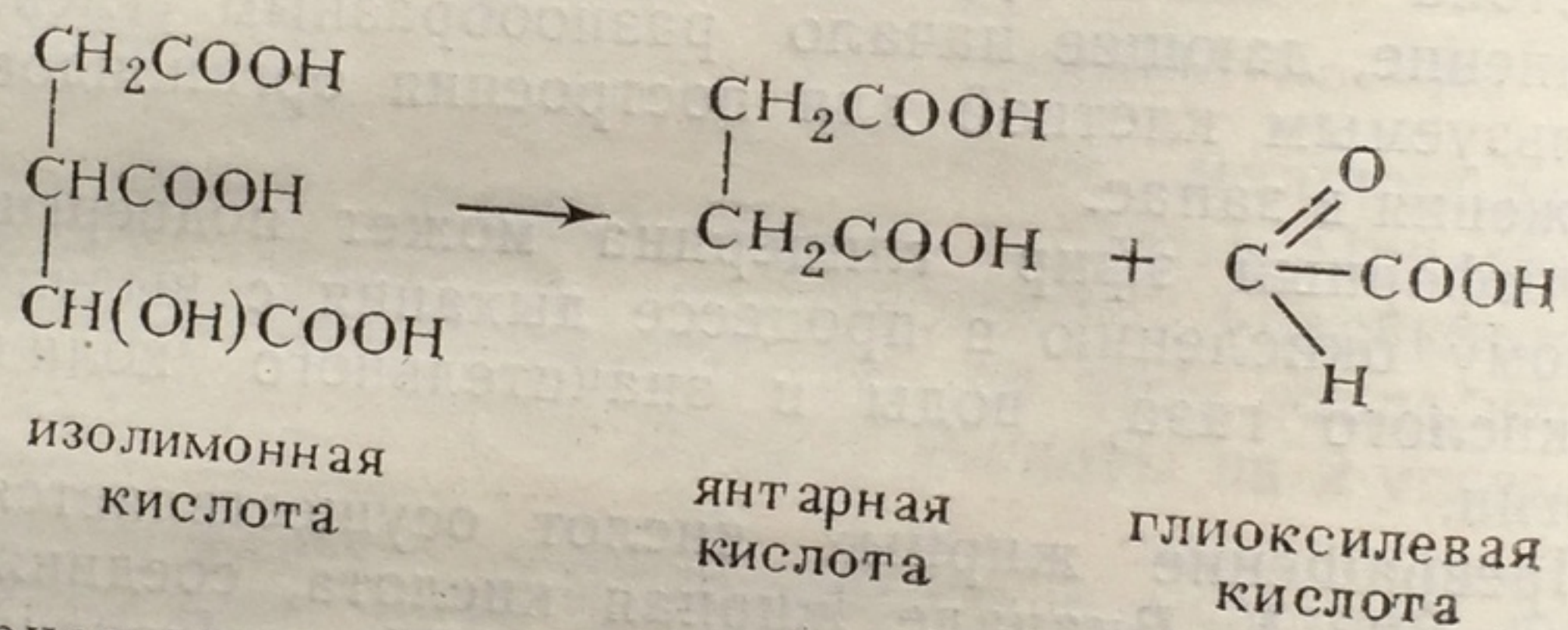
В дальнейшем активизированная жирная кислота претерпевает окисление, гидратацию и превращается в кетопроизводное Ко-А, которое под действием фермента ацил-Ко-А-тиолазы реагирует с Ко-А, превращаясь в

жирную кислоту, содержащую на 2 углеродных атома меньше, и ацетил-Ко-А:



Многочисленные окисления жирной кислоты заканчиваются образованием молекул ацетил-Ко-А, который, участвуя в цикле Кребса, окисляется до углекислого газа и воды с высвобождением большого количества энергии.

Ацетил-Ко-А используется в биосинтезе углеводов благодаря глиоксилатному циклу, в котором изолимонная кислота под действием фермента изоцитрат-лиазы расщепляется по типу альдолазной реакции на янтарную и глиоксилевую кислоты:



Янтарная кислота через фумаровую превращается в яблочную, а затем в щавелевоуксусную. Глиоксилевая кислота, соединяясь с новой молекулой ацетил-Ко-А, превращается в яблочную кислоту, а затем в щавелевоуксусную. Щавелевоуксусная кислота через фосфоенолпировиноградную и фосфоглицериновую кислоты превращается в 3-фосфоглицероальдегид и фосфодиоксиацетон, из которых синтезируется фруктозо-1,6-дифосфат, дающий начало разнообразным углеводам. Кроме того, глиоксилевая кислота является исходным веществом для биосинтеза аминокислоты глицина, а при декарбоксилировании превращается в муравьиный альдегид и муравьиную кислоту, принимающие участие в обмене веществ. Следовательно, глиоксилатный цикл взаимосвязывает обмена липидов, углеводов, органических кислот, аминокислот и других веществ в растении.

Обмен фосфо-
липидным обмен
ются: глицерин,
азотистые основ
зит. Фосфатиды

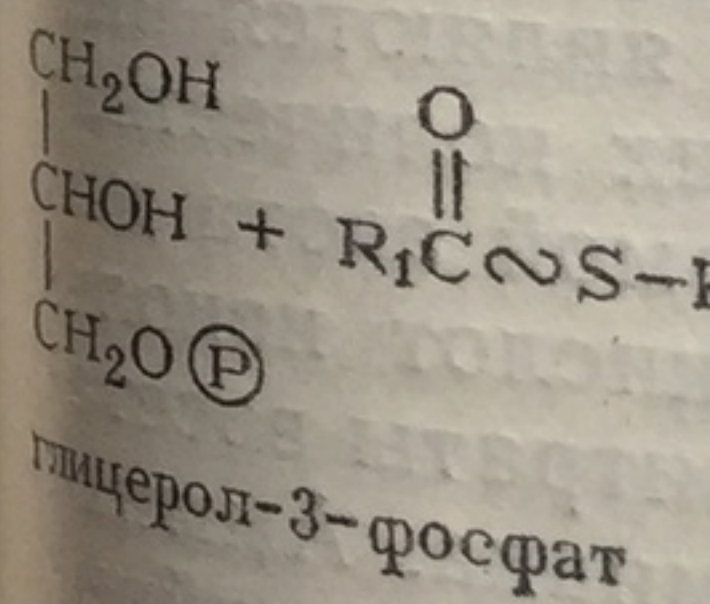
Фосфатиды и липидов и др., а следовательно и внешней При анализе ние фосфатидов ского и И. В. К дующее количе

17. Содержание

Часть семян

Семядоли
Зародыши (ростки)
Семя в целом

Позже в сос
са обнаружены
инозитом и цер
лецитин и кефа
фосфат либо п
при восстановл
церол-3-фосфат
Ко-А и образуе



На следующие
основание. Для
ноламин (кола
киназы фосфор
соединение при
тидилтрансфер

При анализе растений выявлено большое содержание фосфатидов в семенах. По данным А. Н. Белозерского и И. В. Корнева, в соевых бобах содержится следующее количество лецитина и кефалина (табл. 17).

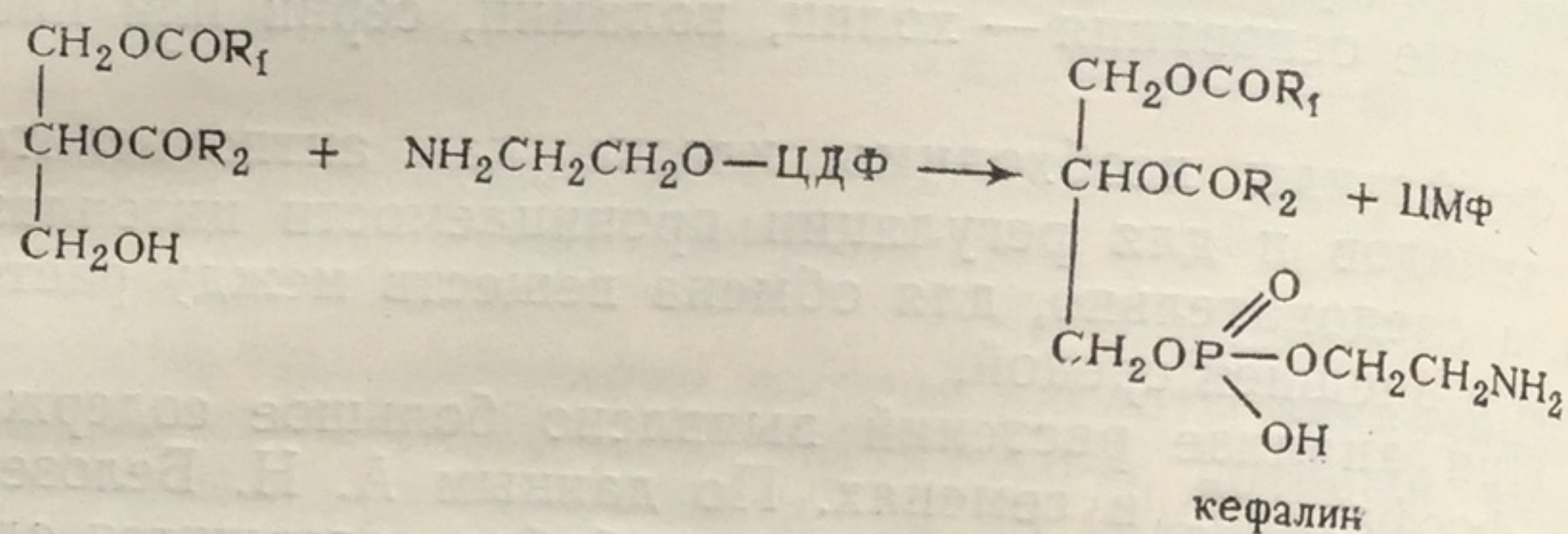
Часть семени	Кефалин	Лецитин	Сумма фос- фатидов
Семядоли	0,28	1,81	2,09
Зародыши (ростки)	0,53	2,62	3,15
Семя в целом	0,27	1,68	1,95

$$\begin{array}{c}
 \text{CH}_2\text{OH} \\
 | \\
 \text{CHOH} + \text{R}_1\text{C}(=\text{O})\text{S-Ko-A} + \text{R}_2\text{C}(=\text{O})\text{S-Ko-A} \longrightarrow \begin{array}{c} \text{CH}_2\text{OCOR}_1 \\ | \\ \text{CHOCOR}_2 \\ | \\ \text{CH}_2\text{O}^{\oplus} \end{array} + 2\text{HS-Ko-A} \\
 | \\
 \text{CH}_2\text{O}^{\oplus}
 \end{array}$$

глицерол-3-фосфат
фосфатидная кислота

175

этапе фермент этанолфосфотрансфераза катализирует биосинтез кефалина из диглицерида и цитидиндифосфата:



Остальные фосфолипиды биосинтезируются аналогичным образом. При распаде фосфолипидов свободные жирные кислоты, фосфатидные кислоты, глицерин и азотистые основания в зависимости от обмена веществ подвергаются различным превращениям.

СИНТЕЗ И ГИДРОЛИЗ БЕЛКОВ

Растения в отличие от животных способны синтезировать все входящие в состав белка аминокислоты за счет неорганических соединений азота (аммиака и нитратов) и органических кислот. У зеленых растений источником углерода является углекислый газ. Следовательно, такие растения биосинтезируют белки только за счет неорганических соединений. Бесхлорофильные растения — грибы, бактерии — для биосинтеза белка используют, кроме азота, органические вещества, содержащие углерод. Обычно таким веществом является сахар.

Основным азотистым веществом, которое поглощают корни растений при азотном питании, являются нитраты. Они могут накапливаться в больших количествах (гречиха, табак) и служить запасной формой азота для растений. Однако при биосинтезе аминокислот используется аммиачная форма азота. Поэтому нитраты восстанавливаются до нитритов, а затем до аммиака. Аммиак ядовит для растений, поэтому при питании аммонийными солями растения не накапливают аммиак, а расходуют его на синтез аминокислот и амидов.

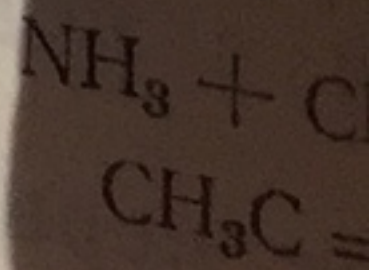
В процессе восстановления нитратов принимают участие флавиновые ферменты с активаторами металлами. Источником протонов и электронов являются восстановленные НАД или НАДФ. На первом этапе нитратный

азот (NO_3) восстановлен ферментом — молибденазотазом (N_2O_2). При действии фермента образуется метаболит, который активируется метаболитами, восстанавливая гидроксиламин и минерализуя его.

Восстановление растениями азота и фотосинтез молибдена, желтого цвета, идет медленно. Аналогичное явление наблюдается у точных доз нитратов, являющихся поставщиками азота. НАД или НАДФ, образующиеся в процессе восстановления нитратов, поступает в листья.

Аммиак, поглощенный растениями, может вступать в реакцию с углекислотой, в результате чего образуются аминокислоты. Реакция аммиака с углекислотой является первой реакцией в биосинтезе аминокислот.

Реакция аммиака с углекислотой протекает в присутствии фермента карбоамиоксидазы. Реакция протекает в присутствии фермента карбоамиоксидазы. Реакция протекает в присутствии фермента карбоамиоксидазы.

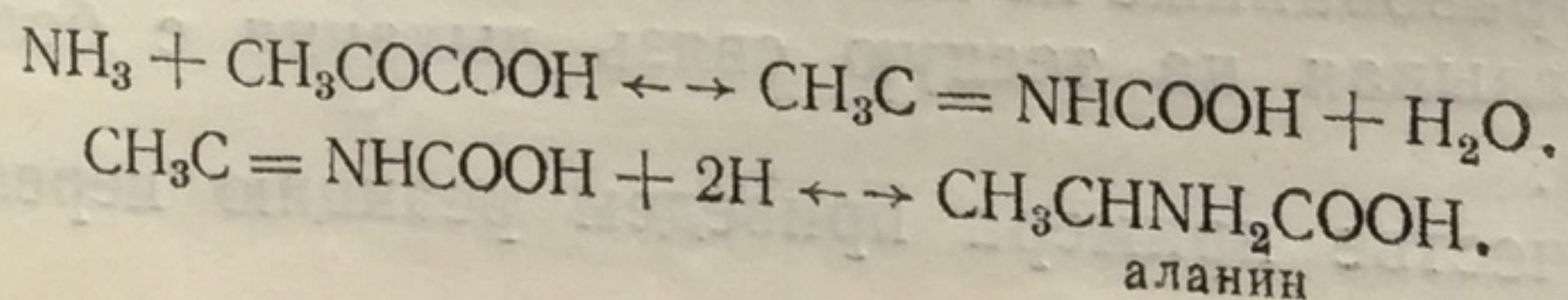


азот (NO_3) восстанавливается в нитритный (NO_2) под действием фермента нитратредуктазы и его активатора — молибдена. Затем нитрит превращается в гипонитрит (N_2O_2). При этом действует фермент нитритредуктаза с активаторами: железом, медью и магнием. Под действием фермента гипонитритредуктазы из гипонитрита образуется гидроксиламин (NH_2OH). Эта реакция активируется медью, железом и марганцем. Завершается восстановление нитратов образованием аммиака из гидроксиламина под действием фермента гидроксиламинредуктазы и его активаторов — магния и марганца.

Восстановление нитратов тесно связано с поглощением растением металлов, а также с процессами дыхания и фотосинтеза. При недостатке фосфора, магния, молибдена, железа, меди и марганца восстановление идет медленно и нитраты накапливаются в растениях. Аналогичное явление наблюдается при внесении избыточных доз нитратных удобрений. Фотосинтез и дыхание являются поставщиками энергии и восстановленных НАД или НАДФ. Если растение обеспечено углеводами, то нитраты восстанавливаются в корнях при использовании восстановленных НАД или НАДФ, образующихся в цикле Кребса. Если углеводов недостаточно, то часть нитратов не успевает восстановиться в корнях и поступает в листья, где восстанавливается $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$ или $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$, образующимися при фотосинтезе.

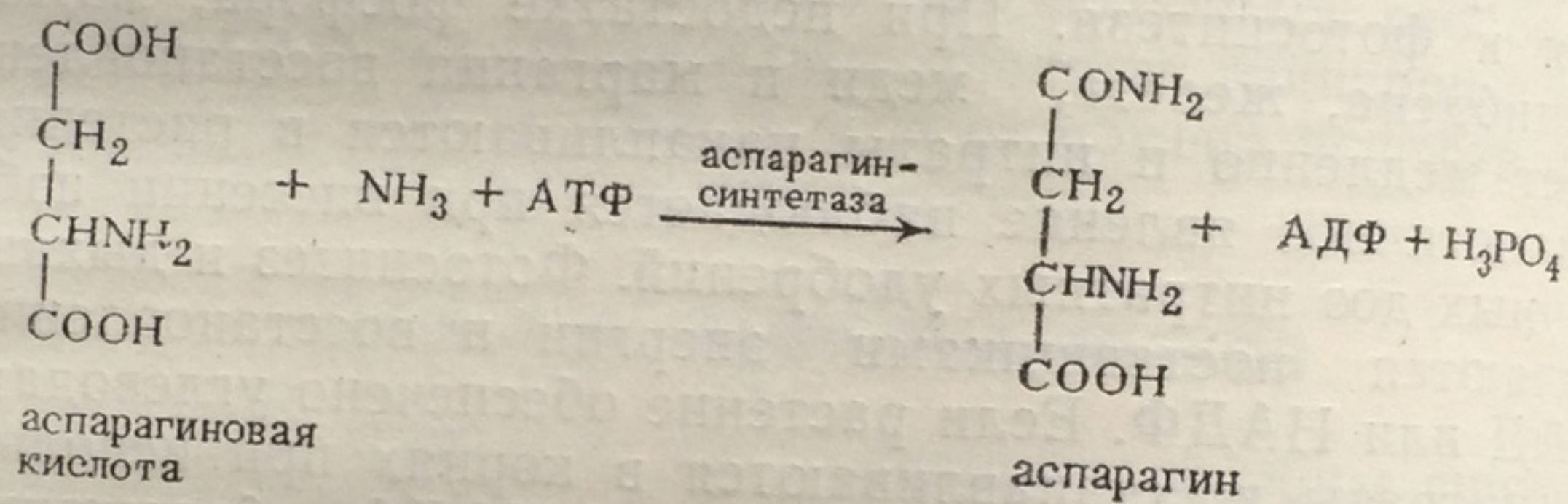
Аммиак, поглощенный растением в виде аммонийных солей или образующийся при восстановлении нитратов, вступает в реакцию с кетокислотами цикла Кребса, в результате чего биосинтезируются аминокислоты. Аминокислоты могут быть образованы в результате следующих реакций: аминирования, переаминирования и взаимопревращения.

Реакция аминирования заключается в присоединении аммиака к кетокислоте с образованием аминокислоты. Реакция протекает в две фазы. Вначале аммиак, соединяясь с кетокислотой, образует иминокислоту, которая затем восстанавливается до аминокислоты. В качестве примера приведем реакцию, в результате которой образуется аминокислота аланин, широко распространенная в природе:



Эта реакция протекает под действием фермента ала-
ниндегидрогеназы. Другой важнейшей аминокислотой
является глутаминовая, образующаяся из α -кетоглута-
ровой кислоты и аммиака под действием фермента глю-
таматдегидрогеназы. Образование этих аминокислот
является связующим звеном между углеводным и белко-
вым обменами.

При избытке аммиака в растении в результате присоединения его к аминокислотам образуются амиды. Так, в большом количестве образуются амиды аспарагин и глутамин под действием фермента синтетазы и использования энергии АТФ.

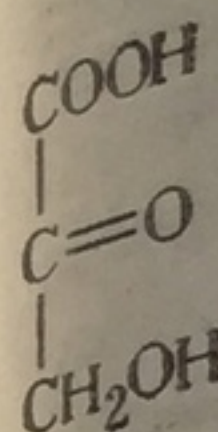


Более сложным путем образуется в растении амид мочевины. Исходным веществом является аминокислота орнитин, которая, присоединяя аммиак и углекислоту, превращается в цитруллин. Затем присоединяется еще одна молекула аммиака и цитруллин превращается в аргинин, который под действием фермента аргиназы с участием воды расщепляется на орнитин и моче-
вину.

Реакция переаминирования осуществляется между аминокислотой и кетокислотой, при этом аминокислотная группа переносится на кетокислоту с образованием новых аминокислоты и кетокислоты. Эти реакции обуславливают биосинтез незаменимых для животных аминокислот: валина, изолейцина, фенилаланина и триптофана. В реакциях переаминирования принимают участие аминокислоты орнитинового цикла — орнитин и цитруллин и аминокислоты, образованные из кетокислот цикла Кребса, тем самым указывая на тесную связь дыхания с белковым обменом.

В качестве примера приведем реакцию переамини-

рования, в рез
лота серин.

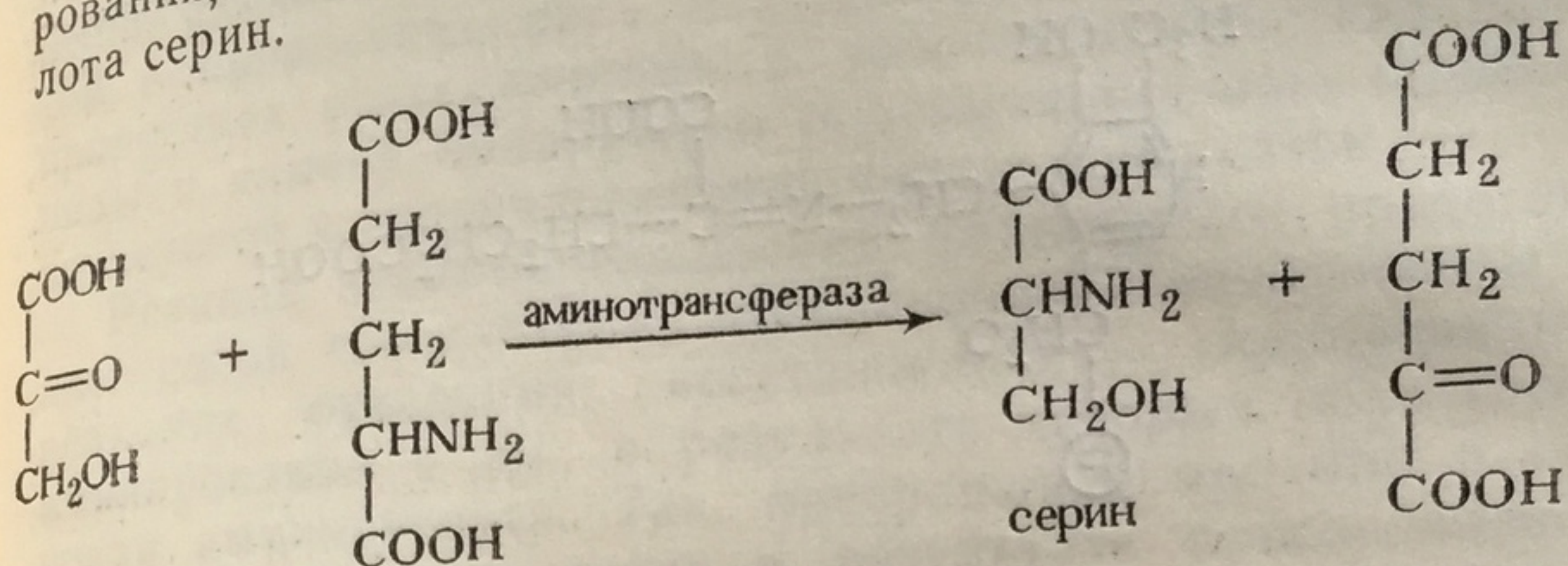


оксипиро-
виноградная
кислота

Переносчиком
аминотрансфе-
сальфосфат,
тамина В₆:

Первый этап
плекса глутами

рования, в результате которой образуется аминокислота серин.

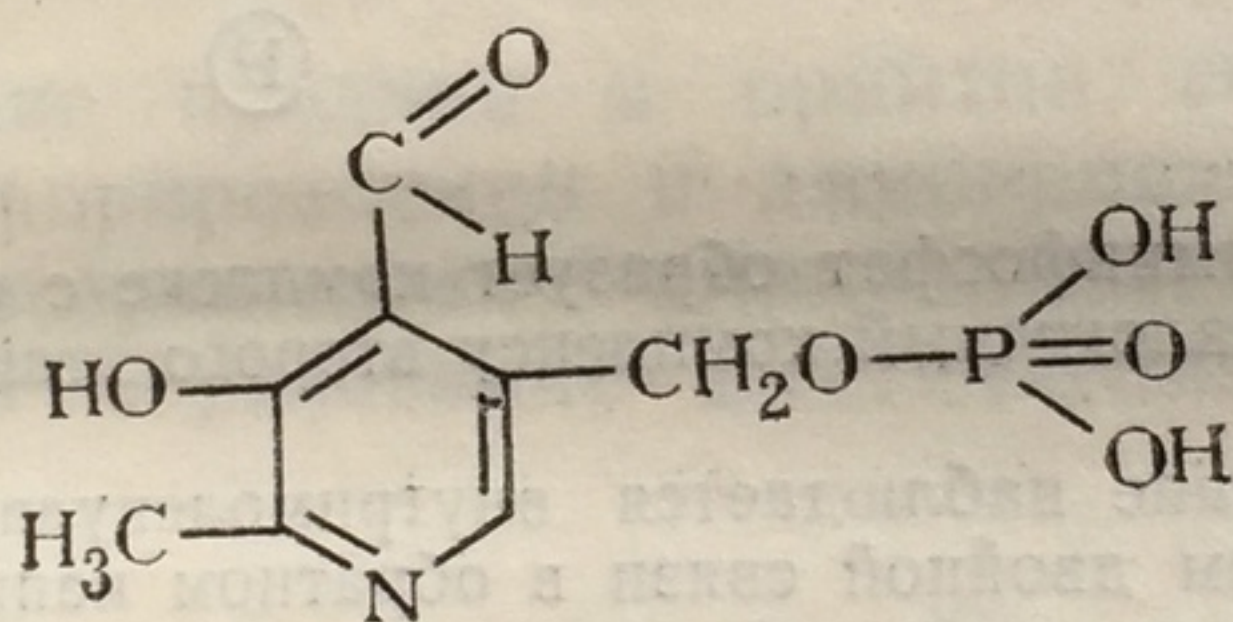


оксипиро-
виноградная
кислота

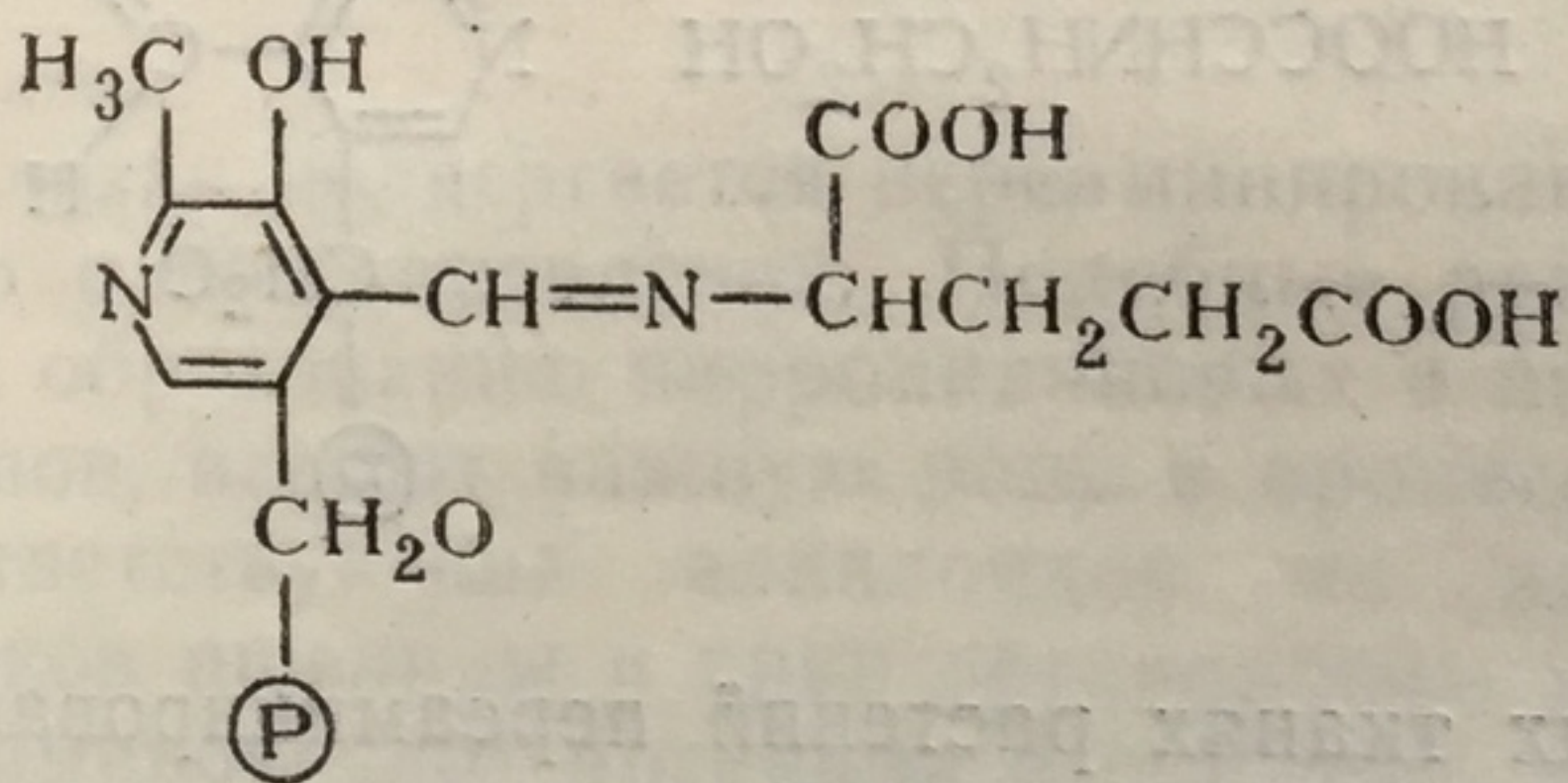
глутаминовая
кислота

α -кетоглутаровая
кислота

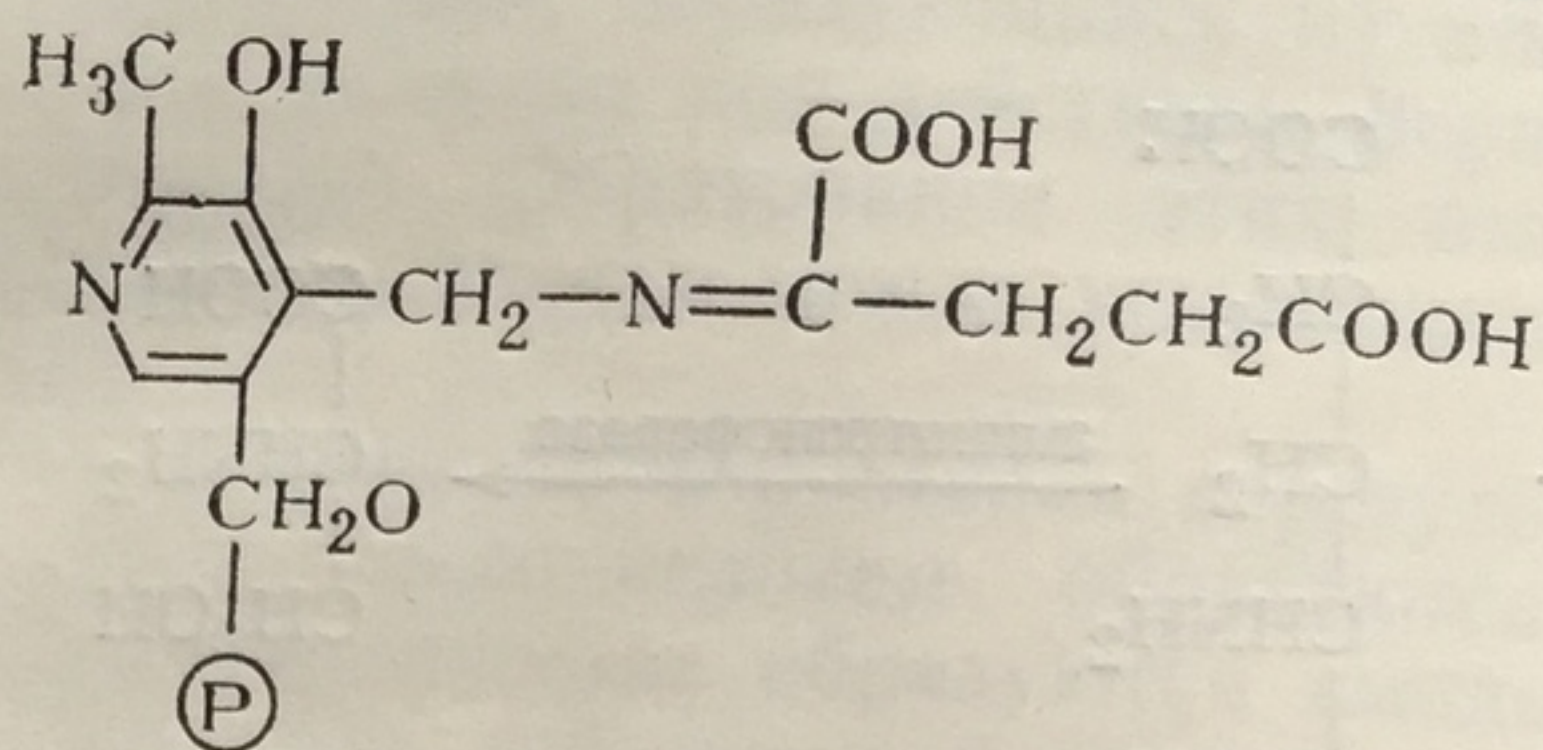
Переносчиком аминокруппы у флавинового фермента аминотрансферазы является его кофермент — пиридоксальфосфат, т. е. фосфорилированное производное витамина В₆:



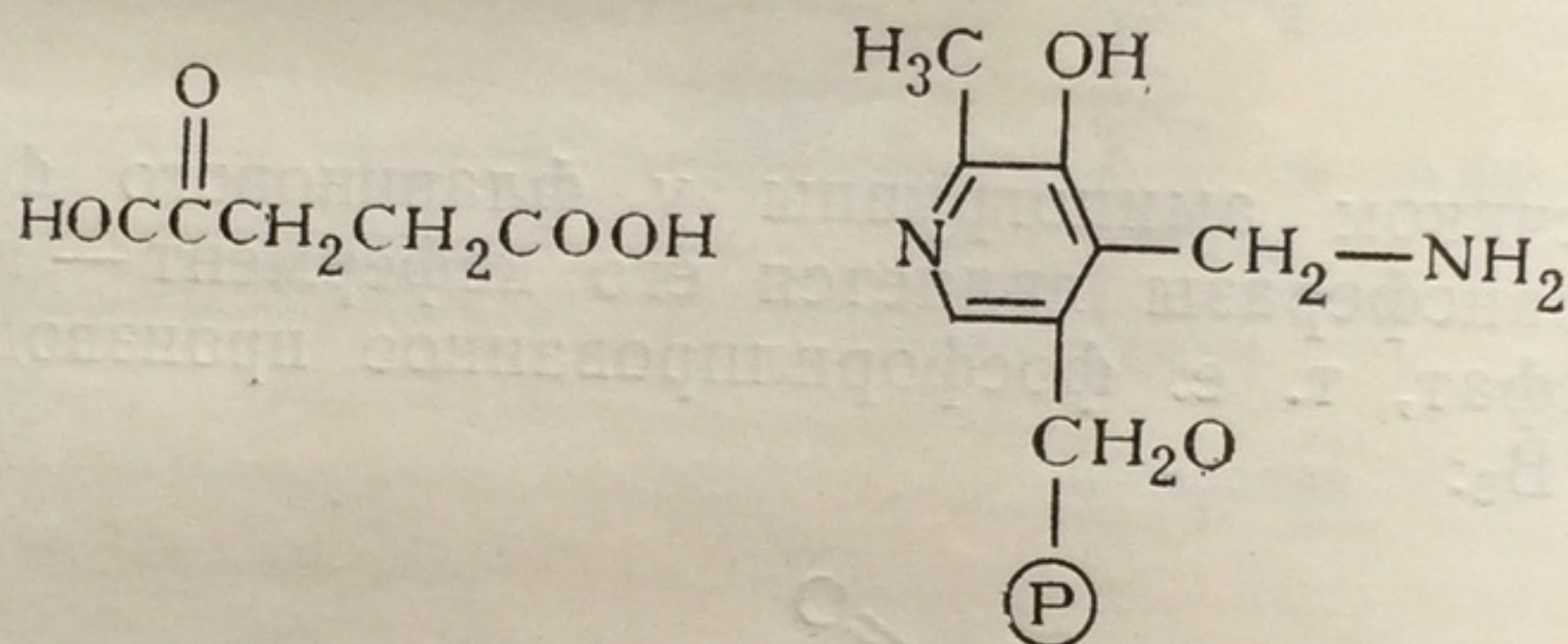
Первый этап переаминирования заключается в образовании комплекса глутаминовой аминокислоты и пиридоксальфосфата:



Затем в комплексе наблюдается внутримолекулярная перегруппировка с переносом двойной связи:

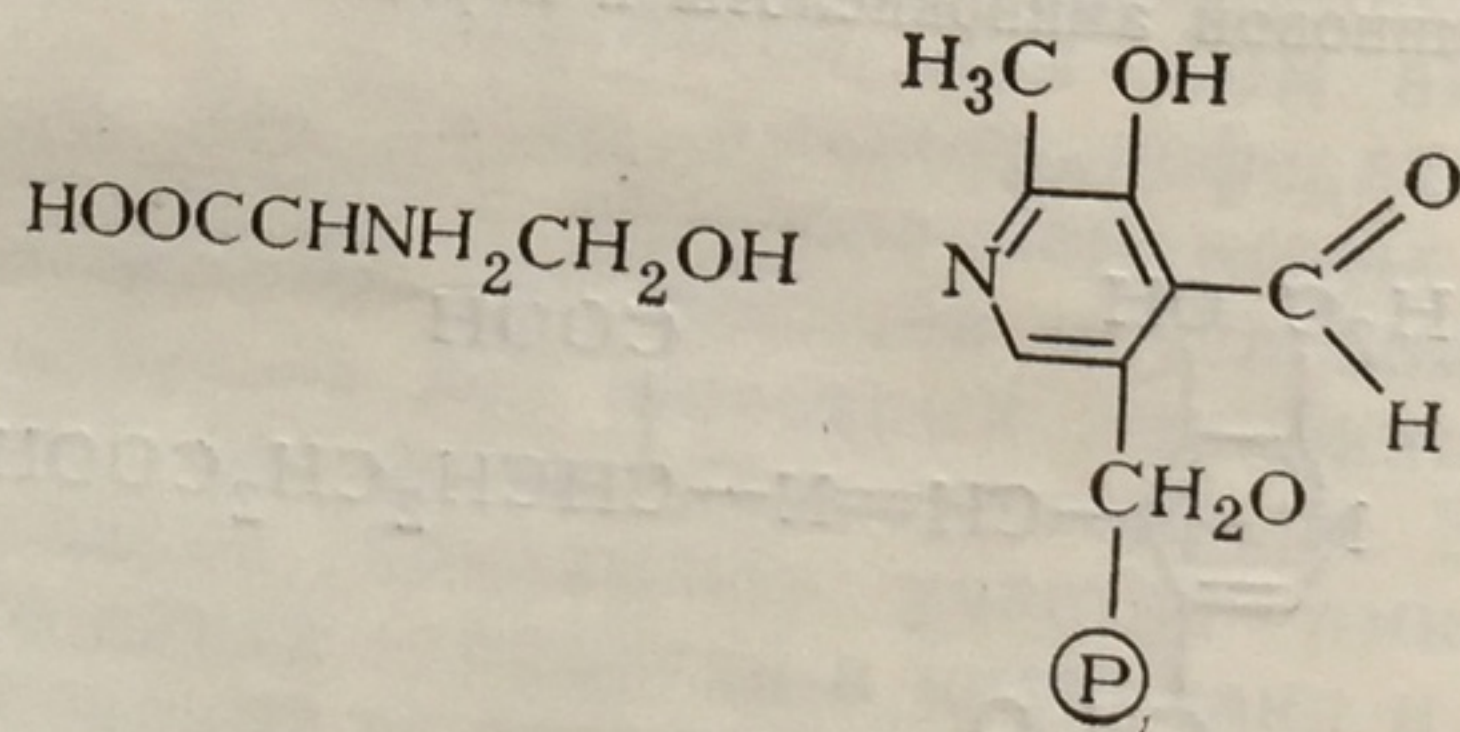


На третьем этапе комплекс гидролизуется на α -кетоглутаровую кислоту и пиридоксаминфосфат аминотрансферазы:



Далее пиридоксаминфосфат образует комплекс с оксипировиноградной кислотой, аналогичный комплексу второго этапа переаминирования.

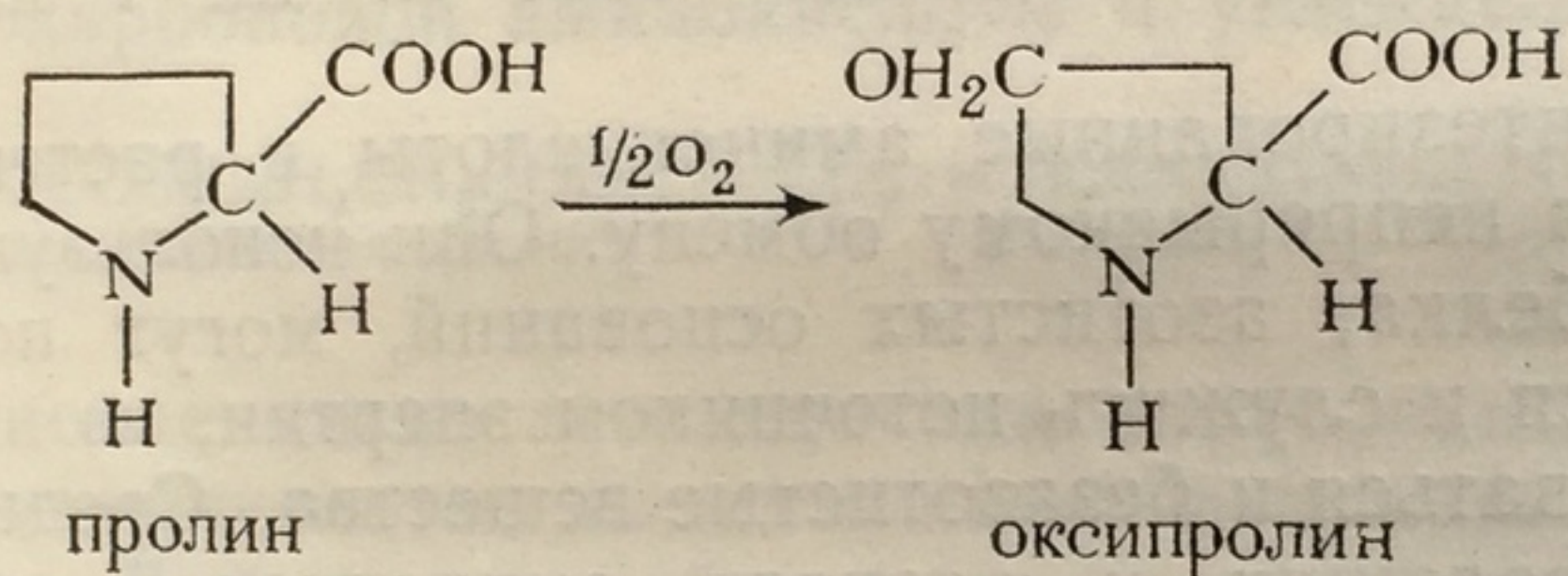
На пятом этапе наблюдается внутримолекулярная перегруппировка с переносом двойной связи в обратном направлении. Образуется комплекс, аналогичный первому этапу переаминирования. И в заключение происходит гидролиз комплекса с образованием аминокислоты серина и пиридоксальфосфата в своей первоначальной форме:



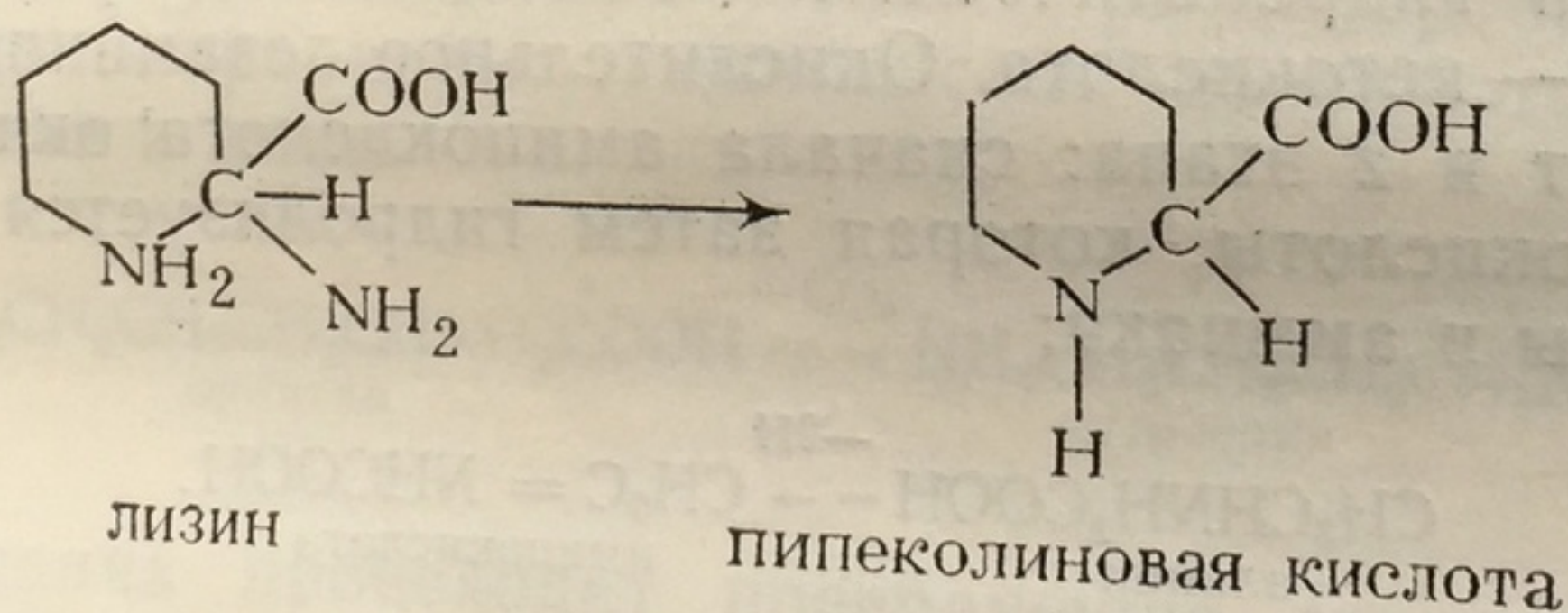
В живых тканях растений переаминирование играет важную роль в биосинтезе различных аминокислот. В реакциях переаминирования принимает участие и γ -ами-

номасляная кислота, не входящая в состав белка. Особенно активно она реагирует с пировиноградной кислотой в проростках риса и с глиоксилевой кислотой в проростках подсолнечника. В зеленых проростках пшеницы и ячменя обнаружено переаминирование щавелевоуксусной и пировиноградной кислот с амидами.

Реакция взаимопревращения аминокислот представляет собой совокупность превращений аминокислоты в реакциях окисления, восстановления, гидрирования, аминирования и др., в результате которых образуется новая аминокислота. Так, превращение пролина в оксипролин осуществляется в результате присоединения кислорода к пролину:



Превращение пролина в орнитин сопровождается окислением, гидрированием и аминированием пролина. Во взаимопревращениях аминокислот наблюдается циклизация и образование шестичленного азотистого кольца:

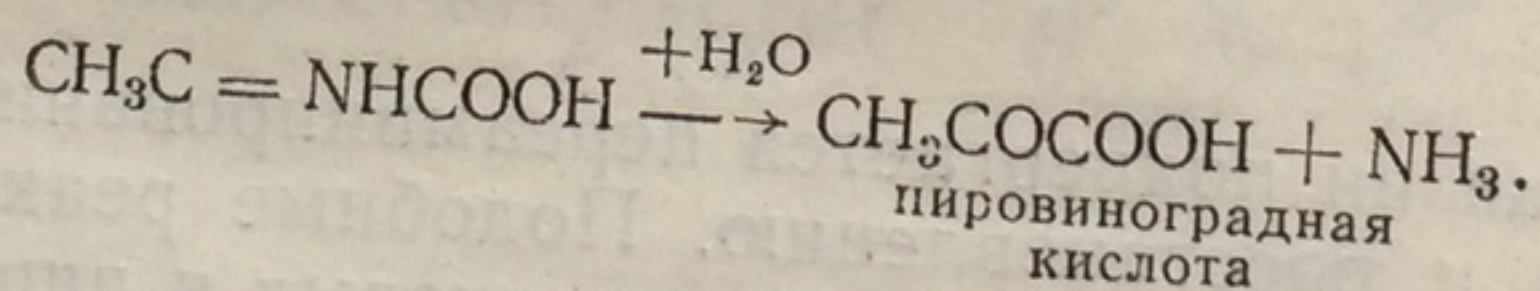
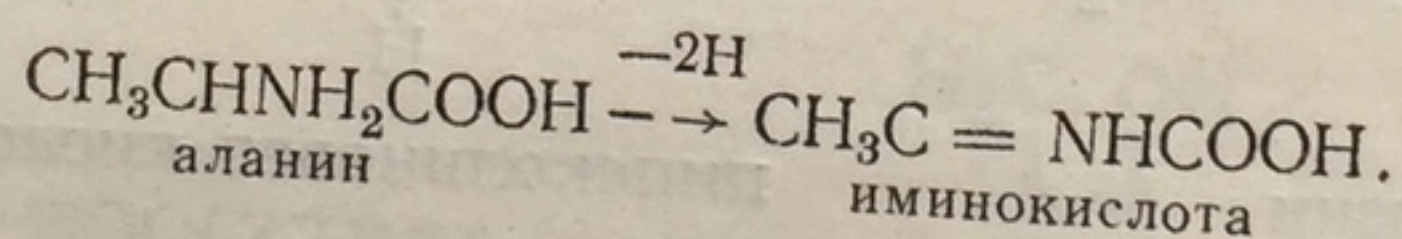


При этом лизин подвергается переаминированию, дегидрированию и восстановлению. Подобные реакции, приводящие к образованию пирролидиновых и пиридиновых гетероциклов, играют важную роль в процессах биосинтеза соответствующих алкалоидов из аминокислот. У проростков пшеницы и вики установлены взаимопревращения аминокислот аргинина в орнитин, фенилаланина в тирозин, а гомоцистеина в метионин.

Кроме биосинтеза аминокислот, растения обезвреживают аммиак путем образования аммонийных солей: яблочнокислого аммония, щавелевокислого аммония и др. Такие реакции наблюдаются у растений с кислым клеточным соком: бегонии, щавеля, осоки, хвоща, герани, пелларгонии. Они не страдают от аммиачного отравления при избыточном поглощении аммиачного азота, в то время как у растений с реакцией клеточного сока, близкой к нейтральной, наблюдается отравление, несмотря на биосинтез большого количества амидов. Если у кукурузы аммиачное отравление наблюдалось при содержании 200—400 мг аммиачного азота на 1 кг сырой массы листьев, то у щавеля аналогичное состояние было при содержании аммиака 1000 мг на 1 кг сырой массы.

Биосинтезированные аминокислоты в растении подвергаются непрерывному обмену. Они используются для синтеза белка, азотистых оснований, могут полностью окисляться и служить источником энергии, из них могут образовываться и безазотистые вещества. Среди процессов, приводящих к распаду аминокислот, основным является деаминирование. Кроме того, аминокислота может подвергаться декарбоксилированию и метилированию.

Деаминирование аминокислоты — это распад ее на аммиак и соответствующую кислоту. При восстановительном деаминировании образуется карбоновая кислота, при гидролитическом — оксикислота, при окислительном — кетокислота. Окислительное деаминирование протекает в 2 этапа: сначала аминокислота окисляется до иминокислоты, которая затем гидролизуется до кетокислоты и аммиака:



кислота

Реакции дезаминирования протекают под действием ферментов, называемых оксидазами аминокислот. Они двухкомпонентные с активным центром ФАД и строго специфичны. Дезаминирование играет важную роль в обмене веществ: является поставщиком исходных

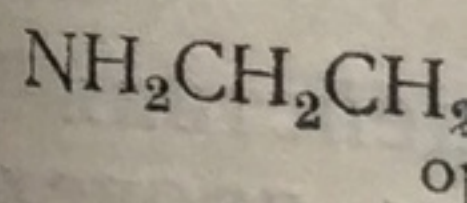
182

веществ для би-
ди- и трикарбо-
того, дезамини-
амидов — аспар-
вают аммиак и
кислот.
При декарб-

При декарбонизации карбоновых кислот. При декарбонизации карбоновых кислот происходит отщепление диоксида углерода и образование карбоновых кислот. При декарбонизации карбоновых кислот происходит отщепление диоксида углерода и образование карбоновых кислот.

НООССН
аспарагм

Аспарагиновая
нина — аминок
тора роста. В
капусте, перц
пшеницы содер
под действием
превращается
но, декарбокс
является исто
белкового и у
вании монока
кислый газ и

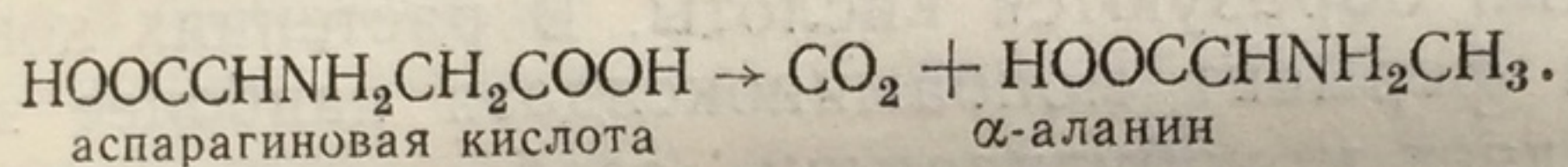


В растениях
амины: лизин,
анин, тирозин,
амин, лейцин
и т. д.

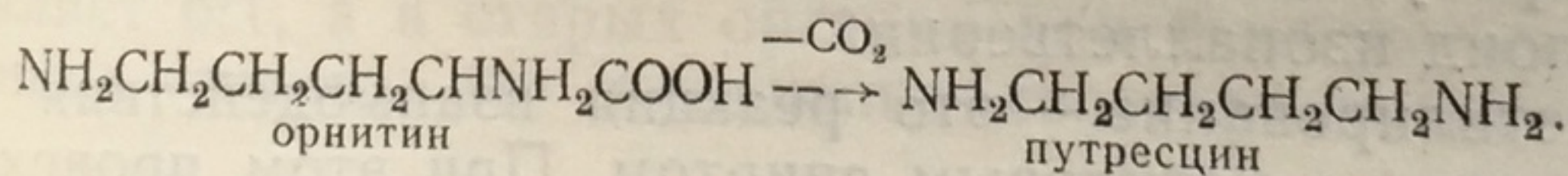
Вышеуказанных растений, борови-
цы, кадаве, тирамин в с

веществ для биосинтеза аминокислот и белков, а также ди- и трикарбоновых кислот для цикла Кребса. Кроме того, дезаминирование обеспечивает амиаком биосинтез амидов — аспарагина и глутамина, которые обезвреживают аммиак и служат резервом дикарбоновых аминокислот.

При декарбоксилировании аминокислот происходит отщепление карбоксильной группы от аминокислоты и образование углекислого газа, монокарбоновой аминокислоты или амина. Реакции катализируются карбоксилазами аминокислот с активным центром в виде фосфорного эфира витамина В₆. Декарбоксилирование дикарбоновой аминокислоты приводит к образованию монокарбоновой аминокислоты и углекислого газа:



Аспарагиновая кислота — источник образования β-аланина — аминокислоты, выполняющей функцию стимулятора роста. В моркови, кабачках, редьке, тыкве, шпинате, капусте, перце, прорастающих семенах, зародышах пшеницы содержится фермент глутаматдекарбоксилаза, под действием которого глутаминовая аминокислота превращается в γ-аминомасляную кислоту. Следовательно, декарбоксилирование дикарбоновых аминокислот является источником монокарбоновых аминокислот для белкового и углеводного обменов. При декарбоксилировании монокарбоновых аминокислот образуются углекислый газ и амин.



В растениях происходит превращение аминокислот в амины: лизина в кадаверин, фенилаланина в фенилэтиламин, тирозина в тирамин, триптофана в индолэтиламин, лейцина в изоамиламин, валина в изобутиламин и т. д.

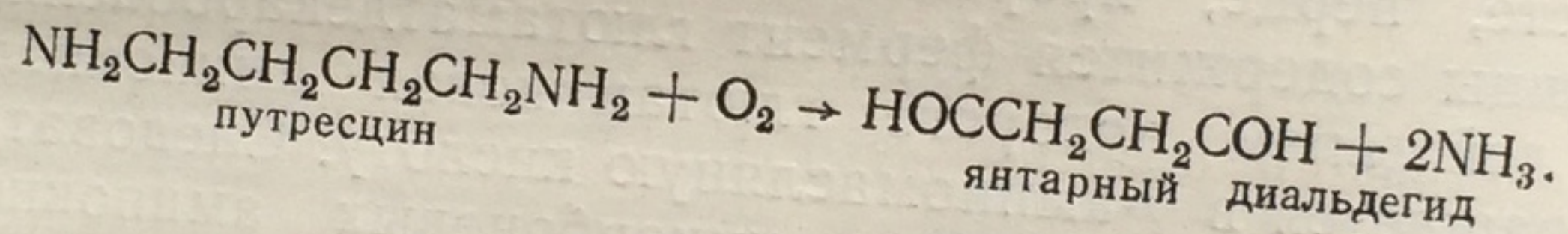
Вышеуказанные амины, содержатся в высших и низших растениях: путресцин и кадаверин в рожках спорыньи, боровиках, мухоморах, белене, белладонне и дурмане; кадаверин в этилированных проростках сои; тирамин в спорынье и омеле; гистамин в рожках

спорыньи, дрожжах, томате и шпинате; изоамиламин и изобутиламин во многих цветках.

Амины — высокотоксичные вещества, вызывающие отравление растений и животных. Они накапливаются в растениях только при неблагоприятных условиях. Наибольшее количество аминов накапливается при калийном голодании и хлоридном отравлении. Особенно много аминов образуется при разложении богатых белками веществ под действием микроорганизмов. Они относятся к группе трупных ядов и часто являются причиной отравления мясом, колбасными и рыбными изделиями.

В живом организме амины при окислении превращаются в аммиак и альдегиды, из которых при дальнейшем окислении образуются кислоты. В растениях конопли и шалфея фермент моноаминоксидаза наиболее энергично окисляет монобутиламины, слабее — тирамин и очень слабо — триптамин. В корнях белладонны, прорастающих семенах гороха, сои, клевера и люцерны фермент диаминоксидаза окисляет путресцин и кадаверин до альдегидов и аммиака:

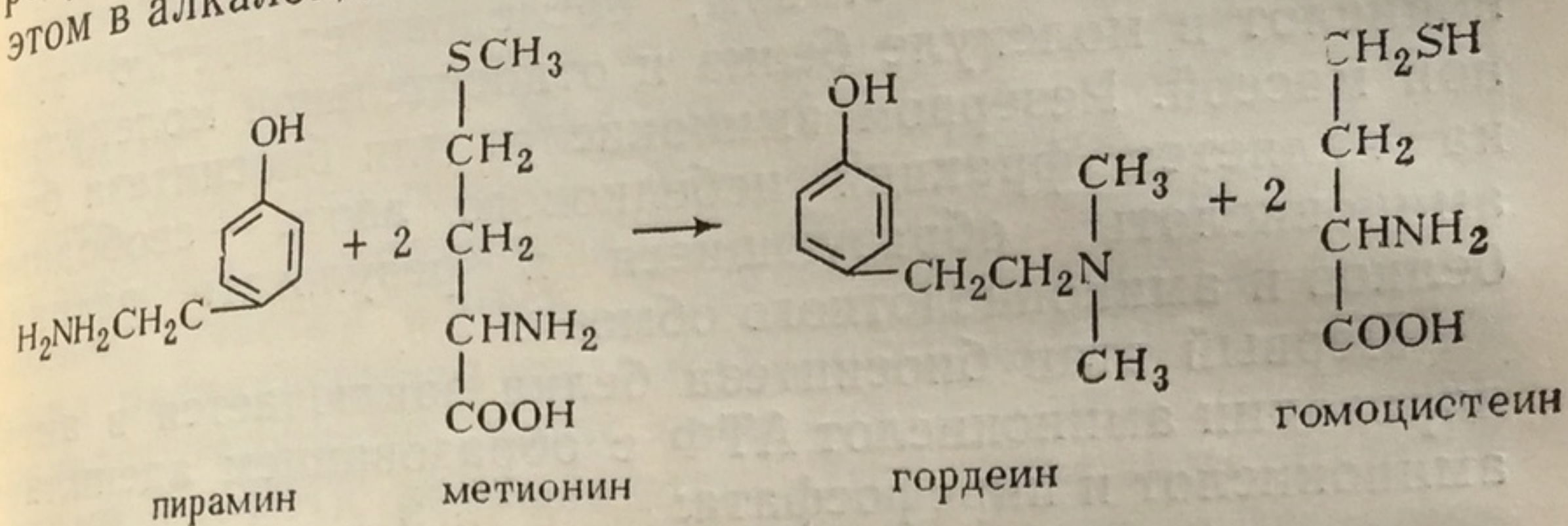
диаминоксидаза окисляет путресцин и кадаверин до альдегидов и аммиака:



Янтарный диальдегид, вступая в реакцию с другими аминами и карбонильными соединениями, превращается в алкалоиды. Под действием аминоксидазы из путресцина образуется алкалоид норгидрин, а из кадаверина — алкалоид изопаллетьерин.

Реакциям метилирования под действием метилтранс-
фераз подвергаются не только аминокислоты, но и об-

разующиеся из них амины, которые превращаются при этом в алкалоиды — никотин, гордеин и др.:



В приведенной реакции наблюдается не только метилирование амина, но и взаимопревращение аминокислот — метионина в гомоцистеин.

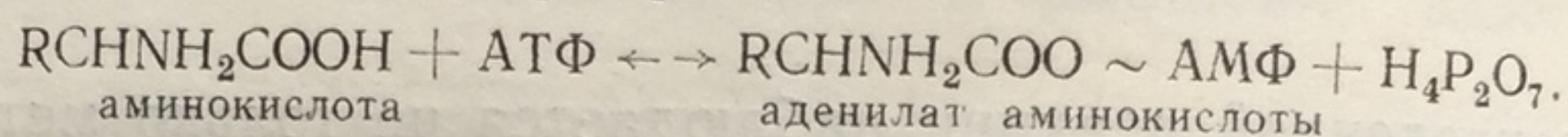
Превращения аминокислот, как составных частей белка, играют важную роль в жизнедеятельности растений.

Обмен веществ организма определяется прежде всего обменом белков. Если в растении нарушается процесс обмена белков (их синтез, превращение и распад), то неизбежно нарушаются и другие физиолого-биохимические процессы. Белковый обмен находится в постоянном равновесии с аминокислотным обменом, и в зависимости от возраста и состояния клетки, органа или растения равновесие может быть сдвинуто либо в сторону биосинтеза белка, либо в сторону образования аминокислот при распаде белка. В молодых, интенсивно растущих тканях, где биосинтез белков преобладает над распадом, отношение белкового азота к небелковому составляет 6:1, а в старых органах или в мясистых запасающих тканях это отношение составляет 2:1 или 1:2.

Биосинтез белков — очень сложный процесс, связанный с клеточными структурами, многочисленными ферментами и энергообменными процессами — фотосинтезом и дыханием. В молодых органах и тканях, характеризующихся высоким уровнем биосинтеза белка, дыхание всегда интенсивнее, чем в старых органах. При повышении интенсивности фотосинтеза количество образующихся белков увеличивается. Если растение продолжительное время находится в темноте, то биосинтез белка снижается даже при углеводной и азотной подкормках растения.

Каждый вид растения биосинтезирует специфические для себя белки, характеризующиеся определенным аминокислотным составом, последовательностью аминокислот в молекуле белка и относительной молекулярной массой. Резервом аминокислот для биосинтеза белка является фракция небелкового азота — свободные аминокислоты, образующиеся в результате распада белков и аминокислотного обмена.

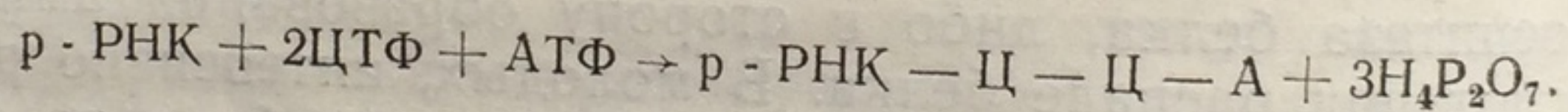
Первый этап биосинтеза белка заключается в активировании аминокислот АТФ с образованием аденилата аминокислот и пирогосфата:



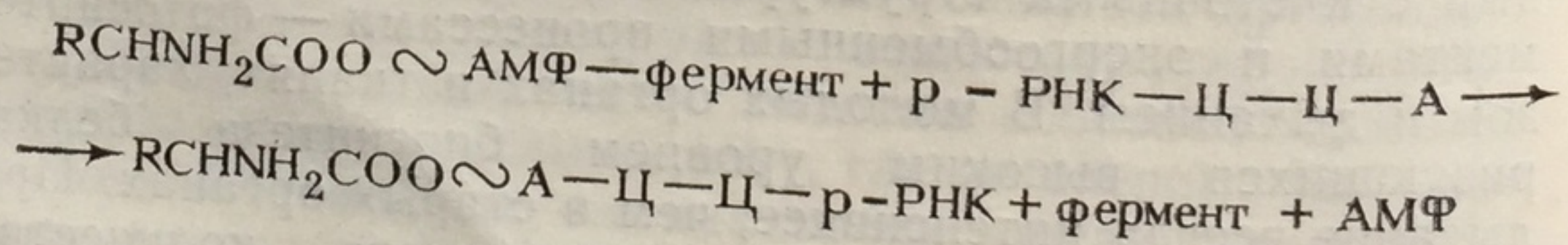
Эта реакция катализируется особым активирующим ферментом, которым с аденилатом аминокислоты образует комплекс «субстрат-фермент».

Второй этап биосинтеза белка состоит из двух реакций: активирования растворимой РНК (р-РНК) и образования комплекса р-РНК с аминокислотой.

Активирование р-РНК заключается в присоединении к нуклеиновой кислоте трех нуклеотидов: двух молекул цитозина (Ц) и одной молекулы аденина (А) через остатки фосфорной кислоты. Концевая группировка р-РНК обладает высокой интенсивностью обмена: легко отщепляется и легко присоединяется к основной части молекулы р-РНК.



Образование комплекса между активированной р-РНК и аденилатом аминокислоты осуществляется под действием того фермента, который активировал аминокислоту. В результате реакции активированная р-РНК соединяется с аминокислотой в комплекс, а активирующий фермент и АМФ выделяются в чистом виде:



Образованное комплексное соединение обладает значительным запасом энергии, обеспечивающей на последующих этапах биосинтеза образование пептидных связей между аминокислотами.

Третий этап
белка. Происход
аминокислот. Ко
нокислотами пер
ной РНК (и-РНК)
адапторный уча
нуклеотидов ком
ленному участку
нения располага
последовательнос
лотами и р-РНК
рующих фермен
тидная цепь, а м
соединяются с к
фермент».

Четвертый эт
высвобождением
цитоплазму. При
в соответствии с
остатков и при
структуру. Этот
де макроэргиче
концентрации ис

Биосинтез б
рибосомах, т. е.
Число таких ри
их количества
куле ДНК и по
ледовательности
ванная и-РНК
ее. ДНК являет
ции, поэтому
молекуле ДНК
и-РНК, в резу
венные для
большинство бе
вами, то в орга
вызывает измен
водит к измене

Распад бел
под действием
пептидаз. Прот
лы на отдельн
рывают пептид

Третий этап наиболее ответственный в биосинтезе белка. Происходит образование белковой молекулы из аминокислот. Комплексные соединения р-РНК с аминокислотами переносятся на поверхность информационной РНК (и-РНК). Каждая молекула р-РНК имеет адапторный участок, в котором последовательность нуклеотидов комплементарна (соответственна) определенному участку и-РНК. Поэтому комплексные соединения располагаются на поверхности и-РНК в строгой последовательности, после чего связи между аминокислотами и р-РНК разрываются. Под действием синтезирующих ферментов из аминокислот строится полипептидная цепь, а молекулы р-РНК, вновь активировавшись, соединяются с комплексами «аденилат аминокислоты — фермент».

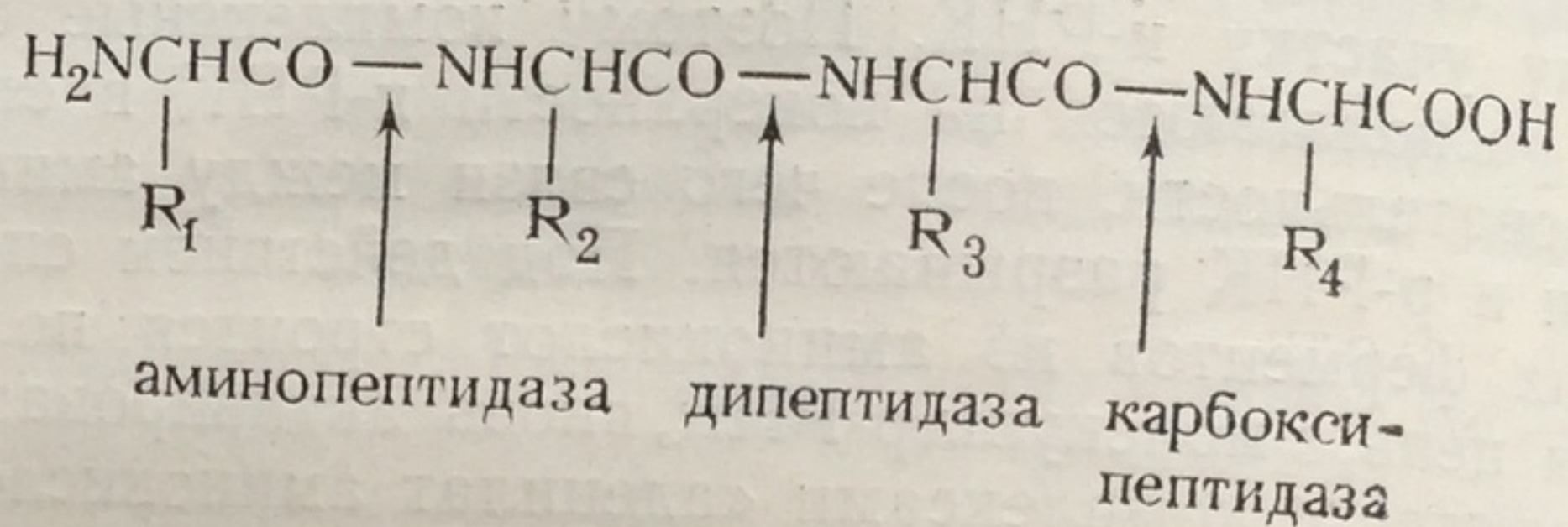
Четвертый этап биосинтеза белка характеризуется высвобождением полипептидной цепи из рибосомы в цитоплазму. При этом полипептидная цепь скручивается в соответствии с расположением в ней аминокислотных остатков и приобретает свойственную ей третичную структуру. Этот процесс требует затраты энергии в виде макроэргических связей АТФ и определенной концентрации ионов магния и калия.

Биосинтез белка осуществляется в активированных рибосомах, т. е. в рибосомах, соединенных с и-РНК. Число таких рибосом не превышает 5—10% от общего их количества в клетке, и-РНК синтезируется на молекуле ДНК и поэтому имеет нуклеотидный состав и последовательность нуклеотидов подобные ДНК. Образованная и-РНК передвигается в рибосому и активирует ее. ДНК является «хранителем» генетической информации, поэтому при изменении нуклеотидного состава в молекуле ДНК измененная информация передается и-РНК, в результате чего биосинтезируются несвойственные для данного организма белки. Поскольку большинство белков обладает ферментативными свойствами, то в организме появляются новые ферменты, что вызывает изменения в обмене веществ организма и приводит к изменению его свойств.

Распад белков в растениях в основном совершается под действием гидролитических ферментов: протеиназ и пептидаз. Протеиназы дезагрегируют белковые молекулы на отдельные полипептидные цепи. Пептидазы разрывают пептидные связи и высвобождают аминокислоты

из полипептидных цепей. Различают три типа пептидаз: аминопептидазы, карбоксипептидазы и дипептидазы. Аминопептидаза разрывает пептидную связь у полипептида с того конца, где имеется аминогруппа; карбоксипептидаза — с противоположного конца полипептида, где находится карбоксильная группа; дипептидаза разрывает пептидную связь только у дипептида:

**ФИЗИС
ПРОТЕК**



Образующиеся аминокислоты пополняют фракцию небелкового азота (свободные аминокислоты).

Процесс распада белка может осуществляться и при поврежденных клеточных структурах. При этом протеолитические ферменты из адсорбированного состояния переходят в растворенное и распад белка усиливается.

Наряду с биосинтезом и распадом белка в живых организмах наблюдается процесс обновления белка, в результате которого в молекуле белка происходит замещение отдельных аминокислот. Процесс обновления белка совершается на протяжении всей жизни организма. Интенсивное обновление характерно для молодого, растущего организма. Снижение активности этого процесса связано с нарушением минерального питания и приближением старения организма. У молодых растений овса через сутки хлорофилл обновился на 27%, запасные белки — на 25%, конституционные — на 53%. Полное обновление белков наблюдалось через 5 суток. Это свидетельствует о происходящем в организме непрерывном белковом обмене, в результате которого идет перераспределение белков между отдельными тканями и органами растения.

Передвижение белка по растению так же затруднено, как и передвижение липидов. Поэтому белок биосинтезируется в каждой клетке. Однако аминокислоты и амиды транспортируются по проводящим системам растений в места наиболее интенсивного образования белка — образовательную меристему и запасующие ткани.

В основном же исходные вещества для биосинтеза белка передвигаются из корней в надземные органы как по живым клеткам, так и по ксилеме.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ, ПРОТЕКАЮЩИЕ ПРИ ОБРАЗОВАНИИ СЕМЯН И ИХ ПРОРАСТАНИИ

Образовавшиеся в листьях при фотосинтезе первичные органические вещества оттекают в другие органы, где происходит их превращение, использование в процессах синтеза и отложение в запас в семенах, корневищах, корнеплодах, клубнеплодах, древесине.

При прорастании семян в эндосперме или семядолях происходит массовый распад запасных веществ, в том числе и белков. Одновременно в зародыше начинаются синтетические процессы из поступающих в него органических соединений. Общее количество азотистых веществ остается на одном уровне даже при длительном прорастании семян в темноте, когда идет энергичный распад белков. При этом накапливаются аминокислоты и аспарагин.

Несколько иначе изменяются углеводы. Резко уменьшается количество крахмала, которое не приводит к увеличению содержания растворимых сахаров. Сахара, получающиеся при гидролизе крахмала, частично расходуются на образование клетчатки и гемицеллюлозы, необходимых для построения оболочек вновь формирующихся клеток. Кроме того, значительная часть сахаров расходуется на дыхание, которое у прорастающих семян протекает очень энергично.

У яровой пшеницы и риса при созревании зерна наблюдается интенсивный биосинтез белка и высокое содержание нуклеиновых кислот. При полной спелости обмен веществ ослабляется, уменьшается количество нуклеиновых кислот и повышается содержание фитина — основного запасного фосфорсодержащего соединения. При прорастании семян пшеницы и риса содержание фитина резко снижается, а количество нуклеиновых кислот возрастает. Содержание фосфора повышается у пшеницы с 8,5 до 21,2%, а у риса — с 9,2 до 23,3%.

При созревании озимой пшеницы происходит постепенное накопление белка за счет убыли небелковых со-

единений — свободных аминокислот и амидов, несмотря на то что они интенсивно поступают из зеленых листьев. Синтез белка достигает максимума в конце молочной — начале восковой спелости зерна. В дальнейшем прирост белка снижается и практически прекращается в фазу полной восковой спелости.

В созревающем зерне пшеницы наряду с биосинтезом белка наблюдается образование и незаменимых аминокислот: фенилаланина, валина, изолейцина, триптофана, а также происходят взаимопревращения углеводов (табл. 18).

18. Превращение углеводов в созревающем зерне ржи
(Кизель, Кретович, 1934)

Углеводы	Содержание (в % от сухой массы) по данным на			
	25/VI	3/VII	15/VII	28/VII
Моносахариды	0,1	2,1	0,4	2,1
Сахароза	6,0	4,4	3,1	2,8
Левулёзаны	31,8	12,2	3,0	0,4
Мальтоза	0,0	0,0	0,0	0,0
Крахмал	9,0	25,9	37,5	41,2
Гемицеллюлоза	5,7	12,8	16,2	17,5
Клетчатка	2,0	2,0	2,0	2,4

Особенно легко превращаются левулёзаны — продукты распада сахаров в крахмал. Левулёзаны являются связующим звеном в углеводном обмене. Из них биосинтезируются сахароза, крахмал, инулин.

У прорастающего зерна пшеницы повышается активность протеолитических ферментов, особенно протеиназы с оптимумом рН 5,1 и дипептидазы с оптимумом рН от 7,3 до 7,9. Образующиеся свободные аминокислоты подвергаются деаминарованию. Наиболее интенсивно деаминируются глютаминовая и аспарагиновая аминокислоты, превращающиеся соответственно в карбоновые кислоты — α -кетоглутаровую и щавелевоуксусную, являющиеся необходимыми компонентами цикла Кребса. При этом резко возрастает интенсивность дыхания у прорастающего зерна.

При созревании семян гороха биосинтез белка протекает более энергично, чем в созревающем зерне пшеницы. В проростках гороха в результате белкового об-

мена накоп-
рин и али-
диаминов с
лотами обр-
ются, затем
ацетондикар-
ды. В прор-
ленный гидр-
зы. От 90 д-
используется
У фасоли р-
менах. Почт-
логичное яв-
клещевины,
Уменьшение
чение при з-
тесном взаи-
нов. Такая
культур и пр-
ды превращ-
ся в биосин-
под действие
перин и жир-
Ацильные с-
Ко-А, т. е. в
кислот. Аце-
ле до яблоч-
фознолпиров-
ях анаэробн-
превращаетс-
чество липи-
кислотное ч-
йодное умен-
зревании се-
а йодное — у-

ВЛИ-
НА БИ-

Питательн-
соединений,
ни и форми-

мена накапливаются свободная аминокислота гомосерин и алкалоиды. В реакции переаминирования диаминов с α -кетоглutarовой и пировиноградной кислотами образуются аминокальдегиды, которые циклизуются, затем присоединяют молекулу ацетоуксусной или ацетондикарбоновой кислоты, превращаясь в алкалоиды. В проростках желтого люпина наблюдается усиленный гидролиз гемицеллюлозы и полимеров галактозы. От 90 до 96% гидролизующихся полисахаридов используется на дыхание и построение тканей ростка. У фасоли резко снижается количество крахмала в семенах. Почти за 30 дней оно уменьшается в 5 раз. Аналогичное явление наблюдается при созревании семян клеверины, когда сахара превращаются в липиды. Уменьшение растворимых сахаров в 5,5 раза и увеличение при этом липидов в 6,2 раза свидетельствуют о тесном взаимодействии углеводного и липидного обмена. Такая взаимосвязь прослеживается у масличных культур и при прорастании семян. В этом случае липиды превращаются в сахара, которые легко используются в биосинтетических процессах проростков. Липиды под действием фермента липазы гидролизуются на глицерин и жирные кислоты, которые активизируются Ко-А. Ацильные соединения Ко-А превращаются в ацетилы Ко-А, т. е. в конечные продукты окисления жирных кислот. Ацетил-Ко-А окисляется в глиоксилатном цикле до яблочной кислоты, которая превращается в фосфоэнолпировиноградную кислоту. Последняя в реакциях анаэробной диссимилиации углеводов (путь ЭМП) превращается в моносахара. При этом изменяется качество липидов. За 12 дней прорастания семян льна кислотное число липидов увеличивается в 24 раза, а йодное уменьшается в 0,2 раза, в то время как при созревании семян кислотное число уменьшилось в 3 раза, а йодное — увеличилось в 1,5 раза.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ НА БИОСИНТЕЗ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ

Питательные вещества входят в состав органических соединений, которые используются растением для жизни и формирования урожая. В живом организме благо-

даря обмену веществ происходит постоянное преобразование веществ неживой природы в вещества живого тела для самообновления и самосохранения. Как указывал Ф. Энгельс, обмен веществ в данном случае является необходимым условием существования организма, условием поддержания его жизни.

Совокупность признаков, свойственная данному виду или сорту растений, исторически сложилась под влиянием условий среды и определяется специфическим типом обмена веществ и условиями выращивания. Пшеница, возделываемая в условиях влажного недостаточного теплого климата, дает зерно с содержанием белка, не превышающим 10%, та же пшеница в Заволжье, на Украине или Северном Кавказе образует зерно с высоким содержанием белка (до 25%). Белки гороха, произрастающего в различных районах СССР, заметно отличаются по содержанию дикарбоновых аминокислот. Количество масла в семенах сильно варьирует в зависимости не только от вида растения, но и от внешних условий. В зерне пшеницы масла 2%, у арахиса — 50%, тунгового дерева — 60%, а у орехоплодных — до 75%. Масло откладывается в большом количестве в клетках коры зимующих деревьев, например у березы. В холодное время крахмал превращается в липиды, а весной — наоборот.

У водных растений масла в семенах мало: у водяного ореха — 0,75%, у белой кувшинки — 3,5%. Больше всего у них углеводов и белков — веществ, содержащих много кислорода, необходимого в водной среде при прорастании семян. Под влиянием условий среды в масле сильно меняется количество ненасыщенных жирных кислот.

Химический состав изменяется от обеспеченности растений элементами питания. При хорошем азотном питании увеличивается содержание белка, фосфора — масла, калия — углеводов и белка.

Изменение углеводного комплекса у растений наблюдается при повреждении их сельскохозяйственными вредителями. Так, при повреждении филлоксерой в клетках корней винограда образуется большое количество крупных крахмальных зерен, в то время как у здоровых корней крахмал вообще не удается обнаружить.

Содержание белка в зерне повышается при продвижении с севера на юг (на 4,5%) и с запада на восток

(на 6,6%). Чем короче вегетационный период злаков при пашке культур, содержащих от почвенно-климатических факторов.

Отличительной особенностью семян масличных культур является меньшее содержание в них масличных кислот. Изменяется количество и качество его.

Преобразования в масле связаны с внешними условиями организма невообразимым образом, что зависит от условий его формирования.

Воздействие условий среды на изменение масла — зонтичный фактор, оно логичным образом проявляется в биогенных выделениях значительного количества неопасных соединений с красивыми свойствами.

Специфические свойства под влиянием условий, изменяют качество семян сосны в северных областях. Количество линолевой кислоты в Италии количество этой кислоты утратили

(на 6,6%). Чем жарче лето, чем меньше осадков и чем короче вегетационный период, тем больше белков в зернох при прочих равных условиях. У масличных культур содержание белка изменяется в зависимости от почвенно-климатических условий, так же как и у зерновых.

Отличительной особенностью является качество белков. В северных и западных районах нашей страны белок семян масличных культур содержит больше альбуминов и меньше глобулинов, чем при выращивании в южных и восточных районах.

Содержание жира в семенах падает при продвижении масличных культур с севера на юг и с запада на восток. Изменяется также и качество жира: в нем увеличивается количество насыщенных кислот, что снижает его качество.

Превращения веществ в организме не только теснейшим образом связаны друг с другом, но и неразрывно связаны с внешней средой, вне которой существование организма невозможно. И. В. Мичурин постоянно подчеркивал, что свойства и особенности растений целиком зависят от условий внешней среды, которые являются могучим фактором, действующим в природе, под влиянием которого сложились все формы организмов.

Воздействие условий среды проявляется в более глубоких изменениях химического состава растений. Если юган — зонтичное растение Таджикистана — произрастает в горах, оно является прекрасным кормом для животных, но в долинах это очень ядовитое растение. Аналогичным образом проявляется ядовитый алкалоид — конин в болиголове. Растение ясенец в Средней Азии выделяет значительные количества эфирного масла, вызывающего ожоги на коже, но в Подмосковье он совершенно неопасен и используется как декоративное растение с красивыми розовыми цветами.

Специфические особенности обмена веществ, возникающие под влиянием комплекса условий внешней среды, изменяют качественный состав масел семян сосны. У семян сосны обыкновенной и кедра, выросших в северных областях, масло содержит значительное количество линолевой кислоты. Масло из семян произрастающей в Италии сосны пинии содержит незначительное количество этой кислоты, а тропические виды сосны вообще утратили способность к биосинтезу линолевой

кислоты, поэтому у них масла состоят из насыщенных жирных кислот и они тверды, как жиры животных. Различия в составе масел наблюдаются не только между различными видами растений, но и между индивидуумами. У рапса и белой горчицы содержание эруковой кислоты в масле колеблется от 15 до 58%, что позволяет использовать отдельные экземпляры для селекции на повышенное и пониженное содержание эруковой кислоты.

Новые формы растительных организмов, возникшие в результате воздействия факторов внешней среды или гибридизации, становятся источником образования новых сортов и видов. Изменение обмена веществ и возникновение новых признаков закрепляются и усиливаются путем наследования и отбора. Искусственный отбор в течение нескольких поколений растений позволил создать высокопродуктивные сорта различных сельскохозяйственных растений (табл. 19).

19. Изменение сахаров у различных видов растений
(Рубин, Германова, 1958)

Культура	Вид	Общая сумма сахаров (в %)	Сахароза (в % от суммы сахаров)
Свекла	Кормовая	4,8—5,5	75—80
	Столовая	9,0—11,0	80—85
Арбуз	Сахарная	17,0—19,0	95—98
	Дикий	1,4	0—0,1
	Кормовой	5,2	18
	Столовый	8,1	45,8

Данные таблицы свидетельствуют о возникновении и постепенном усилении способности клеток к ферментативному синтезу сахарозы. Однако эти результаты не могли быть достигнуты без применения такой системы агротехнических мероприятий, которая обеспечивала наилучшие условия для проявления и осуществления обмена веществ, приводящего к максимальному накоплению в растении того или иного вещества.

Таким образом, ценные хозяйственные качества сорта могут проявляться лишь в определенных условиях жизни, в определенных условиях внешней среды, при определенном сочетании различных агротехнических приемов, соответствующих почвенно-климатическим условиям.

ра
Ход ра
Очищенн
на терке,
заливают
бумажный

Берут
равный об
красный
присутстви

Опре
тертой сах
50 мл вод
раствор ф
белой мар
трата по
вают реак
ется (реак
свободной
цирующим
капли кон
перемешив
баню. В пр
исходит ги
и глюкозу.

Через 3
раствор не
зованного
и кипятят.
реакция по

Опре
за имеет с
ляется ред
50 мл вод
рез 20 мин
трата приб
кипятят. В

Опре
50 мл воды
вая стеклян
разболтанн

ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ

Работа 14. Качественные реакции на углеводы, жиры и белки

Ход работы. Определение глюкозы ($C_6H_{12}O_6$). Очищенный и вымытый корнеплод моркови натирают на терке, затем 5—10 г мезги помещают в колбочку, заливают 10—15 мл воды, кипятят и фильтруют через бумажный фильтр.

Берут в пробирку 1—2 мл фильтрата, прибавляют равный объем жидкости Фелинга и кипятят. Выпадает красный осадок закиси меди, который указывает на присутствие глюкозы.

Определение сахарозы ($C_{12}H_{22}O_{11}$). 20 г натертой сахарной свеклы помещают в колбу, заливают 50 мл воды и тщательно перемешивают. Через 20 мин раствор фильтруют или отжимают через чистый кусок белой марли. Затем берут в пробирки 2 пробы фильтрата по 10 мл. С одной пробой немедленно проделывают реакцию Фелинга. Осадка закиси меди не получается (реакция отрицательная), так как в сахарозе нет свободной альдегидной группы и она не является редуцирующим сахаром. Во вторую пробу прибавляют 2—3 капли концентрированной серной кислоты, тщательно перемешивают и ставят на 30 мин в кипящую водяную баню. В присутствии серной кислоты (катализатор) происходит гидролиз сахарозы на моносахара — фруктозу и глюкозу.

Через 30 мин пробирку снимают с бани, охлаждают, раствор нейтрализуют 10%-ной содой. К 1 мл нейтрализованного раствора приливают 1 мл раствора Фелинга и кипятят. Выпадает красный осадок закиси меди — реакция положительная.

Определение мальтозы ($C_{12}H_{22}O_{11}$). Мальтоза имеет свободную альдегидную группу и потому является редуцирующим сахаром. 20 г солода обливают 50 мл воды, подогретой до 30° С, перемешивают и через 20 мин жидкость фильтруют. Затем к 1—2 мл фильтрата прибавляют равный объем жидкости Фелинга и кипятят. Выпадает красный осадок закиси меди.

Определение крахмала $[(C_6H_{10}O_5)_n]$. К 50 мл воды, нагретой до кипения, прибавляют, помешивая стеклянной палочкой, 1 кг крахмала, предварительно разболтанного в 10 мл холодной воды. После этого жид-

Общая сумма сахаров (в %)	Сахароза (в % от суммы сахаров)
4,8—5,5	75—80
9,0—11,0	80—85
17,0—19,0	95—98
1,4	0—0,1
5,2	18
8,1	45,8

кость кипятят до тех пор, пока она не станет более или менее прозрачной, имея вид жидкого студня. Берут в пробирку 1—2 мл холодного крахмального клейстера, прибавляют несколько капель раствора йода с йодистым калием — клейстер окрашивается в синий цвет.

Для изучения жиров и их свойств берут в пробирку 0,5—1 мл подсолнечного масла, прибавляют 5—10 мл воды и, закрыв пробирку большим пальцем, встряхивают в течение 3 мин. Масло разбивается на мелкие капли, образуя эмульсию. Эмульсия нестойкая, и очень скоро все капельки масла собираются вместе в один слой на поверхности воды, что указывает на нерастворимость жира в воде. Если воду слегка подщелочить, то эмульсия будет более тонкой и стойкой. Для этого берут в пробирку каплю масла, прибавляют 2 мл 20%-ного спиртового раствора едкого кали и осторожно нагревают до кипения. Жир при этом распадается (присоединяя 3 молекулы воды) на глицерин и жирные кислоты. Последние немедленно вступают в реакцию со щелочью, образуя соли жирных кислот, называемые мылами, т. е. происходит *омыление* жира. Если прибавить воды, то раствор делается прозрачным.

Белок. В гороховой муке находится белок из группы глобулинов (легумин), нерастворимый в воде, но растворимый в растворах нейтральных солей. 3—5 г гороховой муки насыпают в колбочку и обливают 20—30 мл 10%-ного раствора сернокислого аммония. Колбочку закрывают пробкой, встряхивают 3—5 мин и оставляют стоять. Глобулин переходит в раствор. Через 30 мин раствор фильтруют через складчатый фильтр, смоченный раствором этой же соли. Если фильтрат получается мутный, его сливают обратно на фильтр.

С раствором глобулина можно проделать ряд реакций.

1. В пробирку наливают 1 мл полученного раствора белка и приливают воду до появления мути вследствие выпадения глобулина в осадок. Если прибавить слабый раствор нейтральной соли $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, муть исчезает.

2. При действии концентрированных растворов нейтральных солей происходит *высаливание* белка. Берут 2—3 мл раствора белка и прибавляют концентрированный раствор нейтральной соли (или просто всыпают сухую соль). Когда концентрация раствора достигнет

примерно 50% раствор мутнеет, а при прибавлении воды переходит в осадок.

3. Если раствор белка смешать с крепкой азотной кислотой, то получается так называемая «белая материя». Для этого берут 1 мл раствора и нагревают до кипения. Затем добавляют несколько капель азотной кислоты (без кипения) и продолжают нагревать при перемешивании.

С полученным раствором проводят следующие реакции. Берут 1 мл раствора NaOH и 2 мл раствора, добавляют несколько капель хлорной воды вместо фенилгидразина.

Определение свободной реакции). Берут 1 мл кислоты, то образуются ароматического запаха. При нагревании выпадает осадок (после охлаждения). Раскраску в оранжевый цвет.

Определение для этого к 1—2 мл добавляют несколько капель азотной кислоты, который при нагревании дает синий цвет.

Материал и оборудование. Солое, нерастворимое в воде, с разновесами, термометр, пробирки, водяная баня, белая материя или $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ раствор, азотная кислота, дистиллированная вода, 1 л дистиллированной воды, употребленной в реакциях; в) раствор азотной кислоты; когда йод растворен в 300 мл; хранят в

примерно 50%, глобулин начнет выпадать в осадок и раствор мутнеет. При уменьшении концентрации раствора прибавлением воды выпавший в осадок глобулин снова переходит в раствор.

3. Если раствор прокипятить или подействовать на него крепкой кислотой (HNO_3 , HCl , H_2SO_4), то происходит так называемая *денатурация* (свертывание) белка. Для этого берут в пробирку 2—3 мл раствора белка и нагревают до кипения. Образовавшийся осадок не растворяется в солевом растворе. К 2—3 мл раствора белка прибавляют немного одной из указанных кислот. Сразу же (без кипячения) образуется осадок, не растворяющийся при прибавлении солевого раствора.

С полученным раствором белка делают и качественные реакции. Для всех белков характерна биуретовая реакция. Берут 2—3 мл раствора, 1 мл 20%-ного раствора NaOH и 2—3 капли 1%-ного раствора CuSO_4 . Получается характерное фиолетовое окрашивание. Пептоны вместо фиолетового дают розовое окрашивание.

Определение аминокислот (ксантопротеиновая реакция). Если прибавить к белку крепкой азотной кислоты, то образуются нитросоединения аминокислот ароматического и гетероциклического ряда (эту реакцию дают тирозин, фенилаланин, триптофан и др.). При нагревании смеси белка с азотной кислотой до кипения выпадает желтый сгусток. Прибавление к нему (после охлаждения) аммиака превращает желтую окраску в оранжевую.

Определение тирозина (реакция Миллона). Для этого к 1—2 мл раствора белка прибавляют несколько капель реактива Миллона. Получается осадок, который при нагревании окрашивается в мясо-красный цвет.

Материал и оборудование. Морковь, сахарная свекла, подсолнечное масло, солод, картофельный крахмал, гороховая мука, весы с разновесами, терка, колбы, воронки, мерные пипетки, штатив с пробирками, водяная баня, стеклянные палочки, фильтры бумажные, белая материя или марля, реактивы: а) жидкость Фелинга (40 г $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ растворяют в 1 л дистиллированной воды; 200 г сегнетовой соли ($\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_6\text{K} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$) и 150 г едкого натра или кали растворяют в 1 л дистиллированной воды; оба раствора смешивают перед употреблением в равных количествах); б) концентрированная серная кислота; в) раствор $\text{I} + \text{KI}$ (2 г йодистого калия растворяют в 5 мл дистиллированной воды, прибавляют 1 г кристаллического йода, когда йод растворится, объем доводят дистиллированной водой до 300 мл; хранят в темной бутылке); г) 20%-ный спиртовой раствор

едкого кали; д) 10%-ный сернокислый аммоний; е) 20%-ный едкий натр; ж) сернокислая медь; з) концентрированная азотная кислота; и) аммиак; к) реактив Миллона (ртуть растворяют в равном по массе количестве крепкой азотной кислоты; полученный раствор разбавляют равным объемом воды; реактив готовят под тягой).

Работа 15. Превращение крахмала в сахар при помощи фермента амилазы

Амилаза — фермент, расщепляющий крахмал до мальтозы. При осахаривании крахмала амилазой к молекуле крахмала присоединяется вода, и молекула распадается, образуя декстрины. Декстрины имеют такую же формулу, как и крахмал, отличаясь от последнего величиной молекулы. Следить за процессом осахаривания можно, пользуясь цветными реакциями с $I+KI$ на крахмал и декстрины. Крахмал окрашивается в синий цвет, а декстрины — в фиолетовый, вишнево-красный до желтого в зависимости от величины молекулы.

Ход работы. Для приготовления солодовой вытяжки 5—8 г солода растирают в ступке, добавляют несколько капель глицерина и 20—30 мл теплой воды ($40-45^{\circ}C$), хорошо размешивают, настаивают в течение 30 мин, затем отфильтровывают через складчатый фильтр. Фильтрат содержит активную амилазу.

Пока вытяжка настаивается, в 10—12 пробирок, поставленных в деревянный штатив, наливают по 10 мл воды и 3 капли раствора $I+KI$. В одну сухую пробирку наливают мерным цилиндром 10 мл крахмального клейстера и 1 мл фермента амилазы, полученного из солода, в другую — фермент, предварительно прокипяченный. Содержимое пробирок тщательно перемешивают. Обе пробирки ставят на водяную баню при температуре $50-55^{\circ}C$. Через 3 мин из первой пробирки пипеткой берут 3 капли крахмального клейстера, а через 10—20 мин — 3 капли из второй, и обе пробы вносят в пробирки с раствором $I+KI$. Перед взятием новой пробы пипетка должна быть промыта водой.

В первых пробах, взятых из первой пробирки, будет синее окрашивание, затем фиолетовое, вишнево-красное, буроватое, и наконец окраска раствора не изменится. Постепенное изменение окраски показывает, что идет гидролиз крахмала.

После этого проводят реакцию на мальтозу. Для этого берут из пробирки с крахмальным клейстером 2—3 мл

раствора, Фелинга и
зы окисна
в закисну
В проб
дет синее
происходи

Материал
стер, раство
на 10 мл, ме
с разновесам
мага.

1. Почему р...
2. Какова в...
3. В чем осо...
4. Взаимопр...
5. Возможно...

раствора, добавляют примерно такой же объем реактива Фелинга и кипятят на спиртовке. В присутствии мальтозы окисная медь жидкости Фелинга восстанавливается в закисную и выпадает в виде осадка красного цвета.

В пробах, взятых из второй пробирки, все время будет синее окрашивание, так как гидролиз крахмала не происходит, поскольку фермент разрушен при кипячении.

Материал и оборудование. Солод, 2%-ный крахмальный клейстер, раствор $I + KI$, глицерин, жидкость Фелинга, ступка, мензурка на 10 мл, мерная пипетка, спиртовка, водяная баня, термометр, весы с разновесами, штатив с пробирками, воронки, фильтровальная бумага.

Контрольные вопросы

1. Почему растение использует углеводы как универсальное вещество в биосинтезах разнообразных органических веществ?
2. Какова взаимосвязь между углеводным и липидным обменами в растениях?
3. В чем особенности биосинтеза белков?
4. Взаимопревращения каких веществ наблюдаются при прорастании и образовании зародыша?
5. Возможно ли управление качеством урожая?

РАЗДЕЛ СЕДЬМОЙ

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

РОСТ КАК ПРОЦЕСС НОВООБРАЗОВАНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ СТРУКТУРЫ РАСТЕНИЯ

Растение в течение своей жизни может интенсивно расти — образовывать большую надземную и подземную биомассу — и может не расти, т. е. находиться в покое. Отрезок времени, когда растение не растет, называется *периодом покоя*. Этот период обуславливается закономерно наступающим прекращением роста ввиду изменения состояния цитоплазмы и обмена веществ в клетках, приводящих к резкому снижению интенсивности физиолого-биохимических процессов. Период покоя наблюдается у зиготы, которая начинает делиться лишь спустя некоторое время после оплодотворения. Сформировавшийся зародыш также проходит период покоя. Поэтому свежееубранные семена злаков, бобовых и других культур некоторое время не прорастают даже при наличии благоприятных условий. Это явление называется *послеуборочным дозреванием*. Продолжительность послеуборочного дозревания зависит от погодных условий. В дождливую и холодную осень послеуборочное дозревание проходит медленнее, чем в теплое и сухое время. Неспособность семян к прорастанию в период послеуборочного дозревания объясняется наличием непроницаемой для воды и воздуха оболочки и физиологической незрелостью зародыша.

Для повышения всхожести покоящихся семян их подвергают скарификации или стратификации.

Скарификация — удаление или разрушение оболочки семян. Для этого семена перетирают с песком, нагревают до 60° С, промораживают, погружают в кипяток, обливают серной кислотой. В почве оболочка семян разрушается под действием физических, химических и биологических факторов. Перед посевом скарифицируют

семена клевера
плодовых культур
Стратификация
семян воздействует
во влажную среду
или зимы. Это
весных пород,

Под влиянием
ния приостанавлива
покой. Так, в
летом из-за н
воздуха прекращае

Периодическое
побегов древесных
бег прекращается
ка. Это явление
глубокий, или
срезанную в
она не распуска
ся цветы, но н
ступлением ос
покой, а зимой
и поэтому, по

Переход р
образованием
семян, почек,
зародыши, и
пищи и защи
ловий внешне

Разновидности
рост побегов
юге. В услови
побега прекращ
ный рост поб
ни, сливы, др
отражает рит
факторов ро
и др.

Ритмично
ний умеренн
тропических
недели), либ
связана с се
глубокий по

семена клевера, люцерны, белой акации, гледичии, дуба, плодовых культур.

Стратификация — прекращение состояния покоя у семян воздействием холода. Для этого семена помещают во влажную среду при температуре 5°C в течение осени или зимы. Этому приему подвергают семена многих древесных пород, кормовых и цветочных культур.

Под влиянием неблагоприятных условий среды растения приостанавливают рост, впадают в вынужденный покой. Так, в пустынях Средней Азии многие растения летом из-за недостатка влаги и высокой температуры воздуха прекращают рост и возобновляют его осенью.

Периодическая приостановка роста наблюдается у побегов древесных растений. С приближением осени побег прекращает рост, на его верхушке формируется почка. Это явление называется вступлением растения в *глубокий, или органический, покой*. Если веточку сирени, срезанную в октябре, поставить в комнате в воду, то она не распустит цветы, а в декабре не только раскроются цветы, но начнется рост побега. Следовательно, с наступлением осени побеги сирени перешли в органический покой, а зимой они находятся уже в вынужденном покое и поэтому, попав в тепло, начинают расти.

Переход растений в состояние покоя сопровождается образованием покоящихся органов размножения — спор, семян, почек, луковиц и клубней, в которых находятся зародыши, или зачатки побега, снабженные запасами пищи и защищенные покровами от неблагоприятных условий внешней среды.

Разновидностью покоя можно считать циклический рост побегов у citrusовых и у некоторых плодовых на юге. В условиях Западного Кавказа у citrusовых рост побега прекращается весной, летом и осенью. Вторичный рост побегов на юге наблюдается у абрикоса, вишни, сливы, дуба только в теплую погоду. Это явление отражает ритмические колебания интенсивности важных факторов роста — температуры, длины дня, влажности и др.

Ритмичность роста выражена более резко у растений умеренного климата, чем тропического. Покой у тропических растений либо непродолжительный (1—2 недели), либо совсем отсутствует. Периодичность роста связана с сезонами дождей и засух. Продолжительный глубокий покой характерен для бука, клена остролист-

ного, дуба зимнего и непродолжительный для сирени, жимолости, барбариса, тополя и др. Среди косточковых пород у вишни покой более продолжительный, чем у абрикоса и сливы. У летних сортов яблони покой продолжительнее, чем у зимних, а у южных сортов яблони и груши покой глубже, чем у северных. Продолжительность органического покоя зависит и от внешних условий. Влага в виде поливов летом и дождей осенью, а также азотные удобрения задерживают наступление покоя. Засуха, летняя жара и фосфорно-калийные удобрения ускоряют вступление растения в покой. Молодые растения вступают в покой позднее старых. Корни вообще не вступают в органический покой и лишь приостанавливаются в росте от действия неблагоприятных условий внешней среды.

Таким образом, явление органического покоя есть приспособительное свойство растений, возникшее в ходе эволюции под влиянием внешней среды и ставшее наследственным.

Явление торможения роста при покое объясняется накоплением ингибиторов роста, которые обнаружены у большинства растений. Они содержатся в мякоти плодов яблони, груши, в соке плодов томата, жимолости, в оболочке семян каштана, латука, пшеницы, в зародышах подсолнечника, в эндосперме семян ириса, в луковичках лука и чеснока, в корнях моркови, редиса. Ингибиторы роста неспецифичны для растений. Ими могут быть цианиды, аммиак, этилен, горчичные масла, органические кислоты, ненасыщенные лактоны, альдегиды, эфирные масла, алкалоиды, дубильные вещества, антибиотики и др. Осеннее накопление ингибиторов сменяется зимним постепенным их разрушением, и при благоприятных весенних условиях растение возобновляет рост.

Однако покой у растений носит относительный характер, так как охватывает не все ткани растительного организма. В побегах деревьев во время покоя происходит превращение крахмала в сахар и образование липидов. У семян злаков при послеуборочном созревании наблюдается ферментативное превращение веществ, в результате которого улучшаются хлебопекарные качества муки.

Покой имеет большое народнохозяйственное значение. Предотвращается прорастание зерна в дождливую погоду, у клубней и луковиц увеличивается длительность

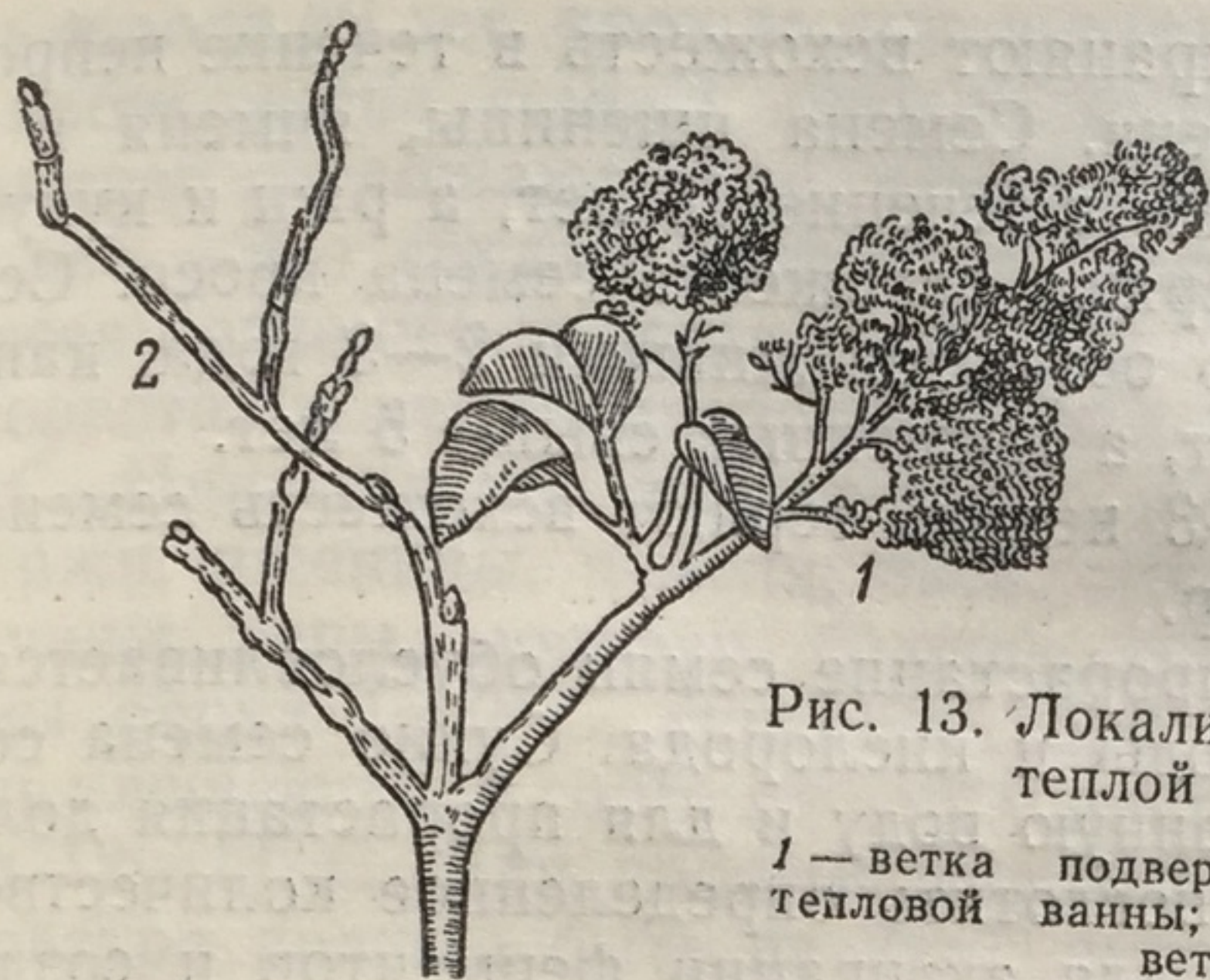


Рис. 13. Локализация действия
теплой ванны:

1 — ветка подвергалась действию
тепловой ванны; 2 — контрольная
ветка.

их хранения, а цветковые почки у плодовых и декоративных растений не распускаются преждевременно. Но покой часто и мешает хозяйственному использованию растений. Очень длительное послеуборочное дозревание семян пшеницы в условиях Сибири и районов Севера снижает всхожесть посевного материала. Покой клубней картофеля мешает использованию свежесобранных клубней для летней посадки с целью получения второго урожая. Непрорастание цветковых почек осенью и в начале зимы сокращает ассортимент цветов в зимнее время года. Поэтому найдены способы управления покоем растений. Для распускания цветковых почек широко применяется способ тепловых ванн (рис. 13). При температуре воды $30-35^{\circ}\text{C}$ ветки погружают в ванну на 9—12 ч, а при температуре 42°C — только на 1—2 ч. Состояние покоя снимают обработкой растений химическими соединениями: ацетиленом, ангиальной кислотой, этиленхлоргидрином, тиомочевинной, витаминами B_1 и PP . Для удлинения периода покоя клубни картофеля опыливают дустом, содержащим 1,7—3,5% метилового эфира α -нафтилуксусной кислоты. Более эффективным способом является облучение клубней картофеля γ -лучами радиоактивного кобальта. Распускание почек плодовых тормозится от опрыскивания деревьев летом предыдущего года растворами α -нафтилуксусной и гидроксида-леиновой кислот.

После окончания органического покоя семена способны к прорастаню. Однако всхожесть их колеблется в больших пределах. Семена сорняков остаются живыми в течение десятилетий, в то время как семена культур-

ных растений сохраняют всхожесть в течение непродолжительного времени. Семена пшеницы, ячменя и овса остаются всхожими в течение 10 лет, а ржи и кукурузы 5 лет. Быстро теряют всхожесть семена проса. Семена овощных культур остаются живыми 2—3 года, капусты и томата до 5 лет, а тыквенных свыше 5 лет.

В течение 2—3 недель теряют всхожесть семена дуба, бука, ивы и др.

Нормальное прорастание семян обуславливается наличием тепла, воды и кислорода. Сухие семена содержат только связанную воду и для прорастания должны набухнуть, т. е. поглотить определенное количество воды, необходимое для активации ферментов и создания среды для биохимических реакций. Вначале набухание семян осуществляется силами гидратации, а к концу — осмотическими за счет накопления продуктов гидролиза белков, липидов и углеводов. Количество воды, поглощенной семенами при набухании, зависит от химического состава зародыша, эндосперма и покровов семени. Семена бобовых, богатые белком, поглощают больше воды, чем крахмалистые семена злаков. Очень много поглощают воды семена льна и сахарной свеклы, оболочка которых содержат слизистые гидрофильные полисахариды (табл. 20).

20. Количество воды, поглощаемое семенами при набухании (в % к воздушно-сухой массе) (Гребинский, 1961)

Семена	Количество воды	Семена	Количество воды
Пшеница	47,7	Чечевица	93,3
Рожь	64,7	Вика	75,4
Овес	76,3	Горох, бобы, фасоль	114,0
Ячмень	57,4	Лен	160,6
Просо	38,2	Свекла кормовая	65,2
Кукуруза	44,0	Свекла сахарная	168,0
Конопля	43,9	Клевер красный	143,0
Подсолнечник	56,5	Тимофеевка	80,0
Рапс	51,0	Мятлик	90,0
Люцерна	56,0	Мак	91,0

Скорость поглощения воды при набухании у различных семян неодинакова. Так, семена горчицы, редиса, капусты поглощают воду в течение нескольких часов, а люпина — нескольких дней. Семена белой акации могут

лежать в воде. Если набухание они быстрее протекать в ней. Э процесс пог.

Прорастание при 0° С. Минимум для семян ржи, пшеницы, гороха, чины, рапса, горчицы равен 12—14° С. Для фасоли, клевера, арбуза 12—14° С. При температуре 12—14° С. прорастают дружно.

Кроме воды для прорастания необходим кислород. Прорастание происходит с набуханием семян, обладающие способностью к набуханию подвержены осыпанию в воде, чем и объясняется прорастание семян в воде. Семена сильно набухают около 17% и после этого семена гибнут.

Семена культурных растений прорастают как в свету, так и в темноте. Свет необходим для прорастания трав, табака, бука, дуба, каштана.

Прорастание семян, выводимых на рынок, распространено при температуре с колебаниями от 12 до 18° С.

Прорастание семян происходит в темноте, затем вытягиваются и последней тиражируется побег. Побег состоит из главного и бокового побегов.

В растущем побеге кончике корня находится корневая чешуя, которая защищает корень от повреждений, далее

лежать в воде 30 лет, прежде чем начнется прорастание. Если набухающие семена хорошо проветриваются, то они быстрее поглощают воду, чем при полном погружении в неё. Это свидетельствует о тесной взаимосвязи процессов поглощения воды и дыхания.

Прорастание семян происходит при температуре выше 0°C . Минимальная температура для прорастания семян ржи, пшеницы, ячменя, овса, вики, чечевицы, гороха, чины, репы, моркови, брюквы, рыжика, конопли, горчицы равна $1-2^{\circ}\text{C}$, кукурузы, проса, сои $8-10^{\circ}\text{C}$, фасоли, клеверины и сорго $10-12^{\circ}\text{C}$, риса, огурца, тыквы, арбуза $12-14^{\circ}\text{C}$. Для полевых условий среднесуточная температура должна быть на $2-3^{\circ}$ выше. При этом появляются дружные всходы культуры.

Кроме воды и температуры, для прорастания семян необходим кислород, потребление которого резко усиливается с началом роста зародыша. Мелкие семена, обладающие большей удельной поверхностью, меньше подвержены опасности недостатка кислорода в спокойной воде, чем крупные. Даже семена водных растений не прорастают в воде, бедной кислородом. Прорастание семян сильно тормозится при содержании углекислоты около 17% и выше, а при концентрации ее около 35% семена гибнут.

Семена культурных растений одинаково хорошо прорастают как в темноте, так и на свету. Семена дикорастущих растений лучше прорастают либо на свету, либо в темноте. Свет необходим для прорастания злаковых трав, табака, салата, сельдерея, а темнота — для семян бука, дуба, каштана, облепихи.

Прорастание семян можно ускорить различными приемами, выводящими почки из состояния покоя. Широко распространено воздействие на семена переменных температур с колебаниями от 10 до 30°C (рис. 14).

Прорастание семян начинается с появления корешка, затем вытягивается гипокотиль, раскрываются семядоли, и последней трогаются в рост почечка, из которой формируется побег. Проросток состоит из побега или облиственного стебля и корня, который растет быстрее, чем побег.

В растущей части корня имеется четыре зоны. На кончике корня находится эмбриональная зона, покрытая корневым чехликом. За ней следует зона растяжения, далее — зона корневых волосков, и последней

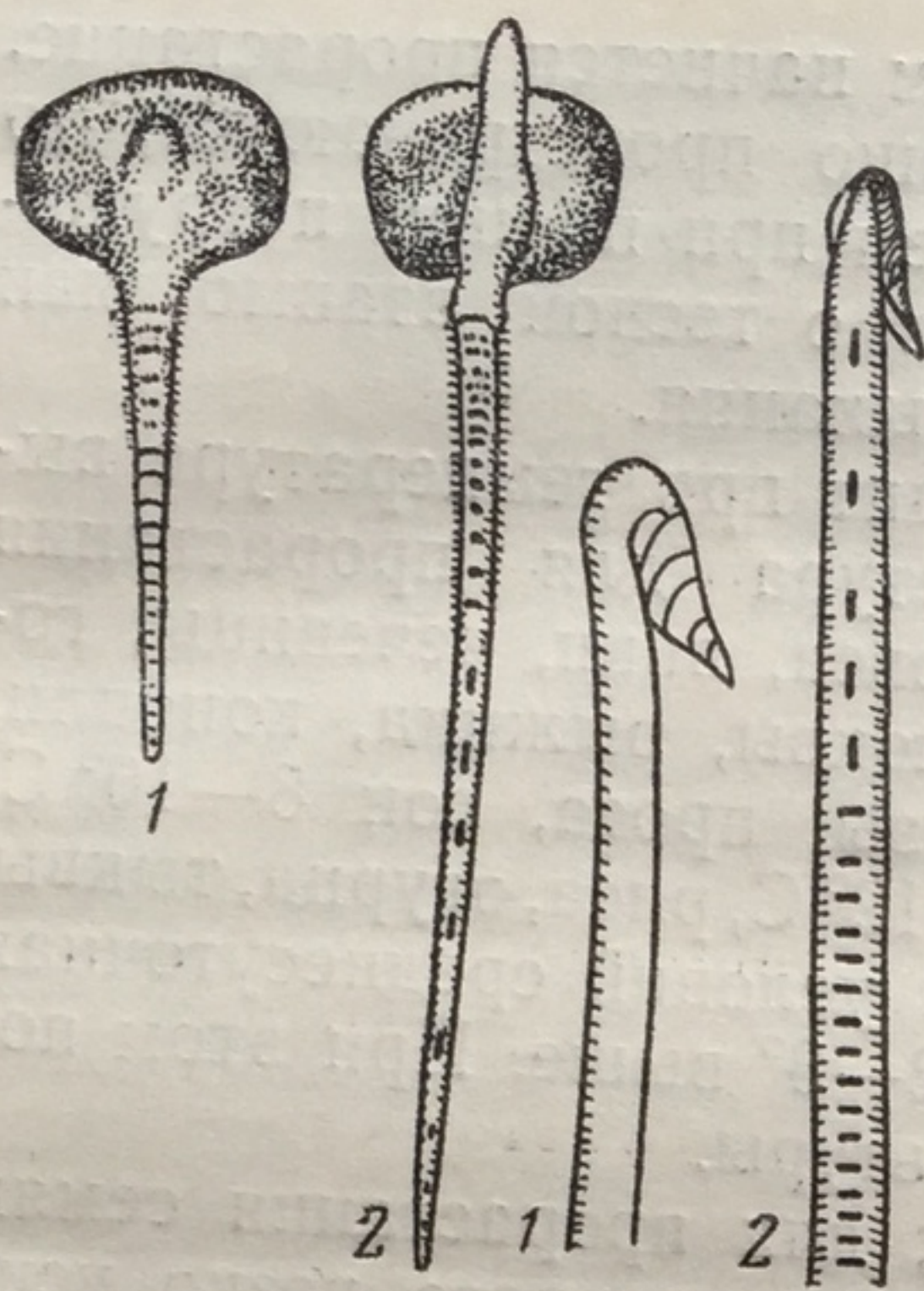


Рис. 14. Растущие зоны стебля и корня с нанесенными метками:

1 — с только что нанесенными метками; 2 — спустя сутки.

является зона ветвления корня. У кукурузы зона роста корня составляет 4 мм. В первом миллиметре от кончика корня происходит только деление клеток, во втором миллиметре клетки увеличиваются в объеме. В последних двух миллиметрах находятся зоны растяжения клеток и ветвления. Такое же распределение зон наблюдается у других культурных растений (горох, овес, пшеница, ячмень).

С ростом клетки увеличивается содержание воды, сахаров и белка. К окончанию роста содержание белка уменьшается вследствие дифференциации клетки. Ин-

тенсивность дыхания в разных зонах растущей части корня изменяется незначительно, увеличиваясь в зоне растяжения. Дыхательный коэффициент колеблется около единицы ввиду дыхания за счет углеводов.

В растущем корне фасоли содержание ДНК составляло в эмбриональной зоне 0,78% от сухой массы, в зоне растяжения — 0,42 и в зоне корневых волосков — 0,34%, а содержание РНК соответственно 7,78; 2,83 и 2,06%. У корней чечевицы активность аусиноксидазы увеличивается в направлении от кончика корня к зоне ветвления, а активность пероксидазы — наоборот. Аналогичное явление наблюдается в корешке гороха по отношению к таким ферментам, как полифенолоксидаза, цитохромоксидаза, дегидрогеназа и дезоксирибонуклеаза. В зоне растяжения корня лука находится также максимальное количество витаминов: аневрина, рибофлавина и никотиновой кислоты.

Рост корня зависит от возраста растений. У пшеницы в фазе двух листьев корни проникают в почву на глубину 45 см, у овса — на 80 см. У яровой пшеницы в фазе кущения общая поверхность корней составляла 9,6 м², во время трубкования — 29,4 м², в начале цветения —

36,7 м², в фазе цветения зерновоксее. У яблони рост за сутки роста корней почвы. Оптимально ниже, чем

21. Опыт

Растения

Мятлик луговой
сборная,
луговая, ко
Тимофеевка,
ца
Клевер красный
Суданская трава
Пшеница
Ячмень
Кукуруза

С возрастом изменяется
растут при
рот. При 1
развития р
Хороши
статочной с
ний миним
вают рис
кукуруза.
поглощают
щих тканей
полостях у
ность корн
ратура поч
сохранения
листья тра
слородом д
водящих т
затоплены
стеблей нахо

36,7 м², в конце цветения — 44,1 м², а при восковой спелости зерна — 30,9 м². Корни деревьев растут медленнее. У яблони и молодой сосны на песчаной почве прирост за сутки составлял 0,3 см. Большое значение для роста корня имеют температура, влажность и аэрация почвы. Оптимальная температура для роста корня обычно ниже, чем для роста побега (табл. 21).

21. Оптимальные температуры роста корня (Шоу, 1955)

Растение	Температура (в °C)	Растение	Температура (в °C)
Мятлик луговой, ежа сборная, овсяница луговая, костер	25	Соя, хлопчатник	27
Тимофеевка, полевица	21	Табак	28
Клевер красный	21	Фасоль	26
Суданская трава	29	Каргофель	20
Пшеница	16	Лук	22
Ячмень	20	Томаты	20
Кукуруза	24	Яблоня, персик	18

С возрастом чувствительность корней к температуре изменяется. У молодых растений томата корни лучше растут при 30° С, чем при 20° С, а у взрослых — наоборот. При 10° С рост корней угнетается на всех фазах развития растений.

Хороший рост корней наблюдается на почвах, в достаточной степени аэрируемых. Среди культурных растений минимальную потребность в кислороде обнаруживают рис и гречиха, а наибольшую — томат, горох и кукуруза. Корни риса и других затопляемых культур поглощают кислород из специальных воздухопроводящих тканей. Содержание кислорода в воздухоносных полостях у болотных растений достигает 15%. Потребность корней в кислороде тем больше, чем выше температура почвы. Критический минимум кислорода для сохранения корней живыми около 3%. В какой-то мере листья травянистых растений могут снабжать корни кислородом даже при отсутствии специальных воздухопроводящих тканей. Если растения озимой пшеницы и ржи затоплены талыми водами, так что только кончики листьев находятся в воздухе, то гибель растений от вымо-

кания значительно меньше, чем при полном погружении листьев в воду.

Корни требуют рыхлой и влажной почвы. При рыхлении почвы на 35—40 см основная масса корней пшеницы размещается в горизонте 10—27 см, а при вспашке на 20—22 см — в горизонте 0—10 см. При высыхании почвы до влажности завядания корни не растут. При орошении умеренными дозами корни пшеницы располагаются в верхних слоях почвы, а без полива проникают глубоко в почву.

Корни как гетеротрофные органы растения нуждаются для роста в органических веществах, поступающих из листьев. Поэтому условия среды, благоприятные для фотосинтеза, способствуют росту корней и наоборот. Повышенная температура в ночные часы, вызывающая усиленную трату углеводов на дыхание, приводит к уменьшению массы корней. Скашивание надземной части растений не только тормозит рост корней, но приводит к уменьшению их массы. Обильный урожай плодов задерживает рост корней дерева, а удаление соцветий стимулирует его.

Поглощение воды и ионов солей интенсивно осуществляется растущей частью корня, в частности зоной корневых волосков. Поэтому подкормки растения наиболее эффективны в том случае, когда вносимые питательные вещества вступают в контакт с корневыми волосками, чему содействует обильное ветвление корней. У плодовых деревьев масса корней составляет 25—30% от массы дерева, причем ветвление корней гораздо сильнее, чем кроны. У однолетнего сеянца яблони насчитывается около 45 000 корней. Общая длина корней и корневых волосков у озимой ржи достигает 600 км, в то время как длина надземной части побегов и листьев едва достигает 20 м. Поглощаемые из почвы ионы оказывают специфическое влияние на рост корней. Сильно стимулируют рост кальций, молибден и др.

Корни по своей функции являются не только проводящим и опорным органом растения, но и местом биосинтеза необходимых для растения физиологически активных соединений. В корнях биосинтезируются 22 аминокислоты, глутатион, уреид и разнообразные фосфорорганические соединения. Но для нормального роста корень должен поглощать витамины, притекающие к нему из тканей других органов. Для корней гороха, лю-

церны и ред моркови, хл и дурмана, тмин В₆.

При прор покотила. С функции и м веществ; мо синтез. По побег, выра листа. Благо ветвится.

Рост стеб хушечной ме ми меристем калярной ме доузлий. В клеток возни чало отдель (верхушечна клеток котор мирующий п образующую ток конуса ДНК и аукс ции клеток. новые узлы пока верхуш ков диффере фазе кущени не заклады возобновлен чаях, когда из почки, на междоузлий ния клеток и клеток.

Рост стеб положенным (ксилемой). ной оси и п дующей диф менты ксиле клетки кам

церны и редиса необходимы витамины В₁ и РР, а для моркови, хлопчатника, клевера, томата, подсолнечника и дурмана, кроме перечисленных, необходим еще витамин В₆.

При прорастании семян стебель формируется из гипокотилия. Стебель выполняет опорную, проводящую функции и может служить местом отложения запасных веществ; молодые зеленые стебли осуществляют фотосинтез. По своему строению и функциям стеблю близок побег, вырастающий из почки, образующейся в пазухе листа. Благодаря образованию боковых побегов стебель ветвится.

Рост стебля в высоту обусловлен деятельностью верхушечной меристемы, а рост в толщину — латеральными меристемами. У злаков стебель растет за счет интеркалярной меристемы, расположенной у основания междоузлий. В результате деления меристематических клеток возникают клетки, которые не делятся и дают начало отдельным тканям. В пределах конуса нарастания (верхушечная меристема) различают протодерму, из клеток которой образуется эпидермис, прокамбий, формирующий проводящую систему, и основную меристему, образующую основную ткань — паренхиму. Деление клеток конуса нарастания обусловливается биосинтезом ДНК и ауксинов — стимуляторов роста и дифференциации клеток. Обычно стебель растет верхушкой, поэтому новые узлы на нем закладываются сверху до тех пор, пока верхушка стебля не превратится в соцветие. У злаков дифференциация колоса происходит очень рано, в фазе кущения, и при вытягивании стебля новые узлы не закладываются. У побегов, вырастающих из почек возобновления, узлы сформированы в почке. В тех случаях, когда цветок формируется на побеге после выхода из почки, наблюдается закладка новых узлов. Удлинение междоузлий осуществляется в основном за счет удлинения клеток и только у злаков за счет образования новых клеток.

Рост стебля в толщину осуществляется камбием, расположенным между лубом (флоэмой) и древесиной (ксилемой). Вытянутые клетки камбия делятся по длинной оси и по направлению к периферии стебля с последующей дифференциацией дочерних клеток либо в элементы ксилемы, либо — флоэмы. У однолетних растений клетки камбия прекращают делиться к началу цветения,

у деревьев и кустарников камбий переходит в состояние покоя с середины осени и до весны.

Наступление покоя у камбия сначала проявляется в ветвях, затем в стволе и в последнюю очередь в корнях. Периодичность деятельности камбия приводит к образованию годичных колец в стволе дерева. Хорошо выражены годичные кольца у дуба и слабо у ивы и тополя. Весеннее пробуждение камбия связано с действием расточных гормонов, опускающихся вниз из распускающихся почек, в которых к весне резко увеличивается содержание ауксинов. После того как клетки камбия начинают делиться, в них синтезируются ауксины и другие активаторы роста, поддерживающие активность камбия независимо от ауксинов листьев.

Таким образом, рост стебля в длину и толщину происходит по типу S-образной кривой, т. е. сначала медленно, затем интенсивно и затухая к концу роста. В результате такого характера роста длина междоузлий неодинакова. Самые длинные междоузлия находятся в средней части побега. Исключение составляют междоузлия злаков, которые увеличиваются снизу вверх.

У стебля хорошо выражены различия свойств в верхней и нижней его частях. Это явление называется *полярностью*. Растущий стебель неоднороден по длине: основание стебля состоит из тканей, клетки которых закончили рост, а вершина образована растущими клетками и тканями. Это обуславливает различие морфологических и физиологических свойств разных частей стебля. Полярность находит выражение в закономерном возрастании или убывании концентрации веществ, интенсивности физиологических процессов, проявляющейся в ярусности листьев, образовании у основания побега корней, а на вершине почки, и взаимозависимости различных органов растения.

Пока лист остается жизнедеятельным, он тормозит рост своей пазушной почки. Поэтому удаление листьев или повреждение их стимулирует быстрый рост почек и появление новых листьев. Верхушка побега тормозит рост боковых почек, оставшихся после опадения листьев. Удаление или повреждение ее стимулирует прорастание спящих почек, а следовательно, и ветвление. Торможение роста боковых почек может быть различным. У деревьев оно проявляется в сильной степени, поэтому деревья ветвятся меньше, чем кустарники, а у растений

томата и та
у них из п
Торможени
генезе. Оно
еся боковы
главного по
тому, что бл
ху, как бы
рост боковы

Рост сте
сти от вне
ределяет дл
ренного кл
пределах 2
наблюдаетс
ние суток и
нормальног
ратуре воз
10° С.

В значи
почвенное
при засухе
шением со

Баланс
изменяется
со степень
суше возду
ля, тем бо
ем. Поэтом
ных разме
ных ранни
и у плодо
а к утру у
воды в от
ле полудн
ный день
уменьшает
и увеличи
свидетельс
водных ни
суммарное
погоды, ни
да больше
Алиготе н

томата и табака торможение очень ослаблено, и поэтому у них из пазушных почек часто растут новые побеги. Торможение роста боковых почек непостоянно в онтогенезе. Оно ослабевает с возрастом, и хорошо разросшиеся боковые побеги у яблони начинают угнетать рост главного побега. У ели удаление вершины приводит к тому, что ближайшая к верхушке ветка изгибается кверху, как бы заменяя верхнюю почку, и активно тормозит рост боковых побегов.

Рост стебля находится в непосредственной зависимости от внешних условий. Так, в значительной мере определяет длину побега температура. Для растений умеренного климата оптимальная температура лежит в пределах $25-30^{\circ}\text{C}$. При этом интенсивный рост растений наблюдается только при колебании температуры в течение суток и разности температуры воздуха и почвы. Для нормального роста льна, гречихи и пшеницы при температуре воздуха 20°C температура почвы должна быть 10°C .

В значительной мере высоту растения определяют почвенное питание и водоснабжение. Задержка роста при засухе обусловлена потерей тургора клетками, уменьшением содержания ауксинов и нуклеиновых кислот.

Баланс водного режима винограда, как и его рост, изменяется ритмически. Возникновение цикла связано со степенью насыщения воздуха водяными парами. Чем суше воздух, тем сильнее натяжение водных нитей стебля, тем больше преобладает испарение над поглощением. Поэтому диаметр ствола колеблется от минимальных размеров во вторую половину дня до максимальных ранним утром. Аналогичное явление наблюдается и у плодов, объем которых к вечеру уменьшается, а к утру увеличивается. Все это обусловлено участием воды в оттоке ассимилятов и росте. В ясный день после полудня эти процессы интенсифицируются. В облачный день с утра транспирация минимальна, и организм уменьшает дефицит воды; к вечеру, хотя транспирация и увеличивается, она не превышает поглощения, о чем свидетельствует незначительное уменьшение натяжения водных нитей. У стебля винограда сорта Ркацители суммарное натяжение водных нитей не зависит ни от погоды, ни от расстояния между растениями. Оно всегда больше у плодоносящих побегов, а у стеблей сорта Алиготе наоборот.

Суточный цикл роста определяется способностью организма очень точно согласовывать во времени скорость и направление физиологических процессов. В ясные дни интенсивный рост наблюдается во второй половине дня, а в облачные и пасмурные дни — в первой. При перемене погоды циклы восстанавливались. Поэтому организм сохраняет правильную ориентировку во времени даже после непогоды. Изменение циклов роста связано с фотосинтезом. В ясные дни после полудня с уменьшением освещенности увеличивается образование транспортных ассимилятов и начинается интенсивный рост. Утром он прекращается и начинается увеличение нетранспортных ассимилятов. В облачные и пасмурные дни в связи с пониженной освещенностью интенсивный рост продолжается до полудня. Во второй половине дня, несмотря на благоприятные условия освещения, рост замедляется из-за недостатка продуктов фотосинтеза. Это явление обусловлено свойством организма, зависящим от смены периодов активного состояния и депрессии ферментов цитоплазмы клеток.

Первый зеленый лист и его междоузлие растут аналогично независимо от условий выращивания, но пластинка обгоняет междоузлие. Листья плодоносящего и вегетативного побегов сортов винограда Ркацители и Алиготе при расстоянии между растениями 0,5 м растут одинаково при любой погоде, а междоузлия побегов — в ясные дни интенсивнее, чем в облачные. У сорта Ркацители листья и междоузлия плодоносящих побегов растут медленнее вегетативных, у сорта Алиготе в облачные дни также, а в ясные дни — наоборот. При расстоянии между растениями 1 м у сорта Ркацители побеги росли интенсивнее в ясные дни, однако плодоносящие опережали вегетативные независимо от погоды. У сорта Алиготе эта закономерность проявлялась в меньшей степени.

Таким образом, ритмичность физиологических процессов — явление нормальное, так как для организма благоприятно не «среднее» состояние, а чередование крайних состояний. В отдельных клетках ритмичность процессов изменяется таким образом, чтобы обеспечить наилучшие условия для упорядоченного взаимодействия органов индивидуума.

Поглощение микро- и макроэлементов минерального питания тесно связано с ростом растений. Особенно

сильное влияние
с биосинтезом
фосфора и
ментов пита
из-за засоле
ется при в
щих в досту
стимуляторы

Различны
ры и азота,
тельные про
Перекись во
тикальному

Лист воз
ставляет со
рые диффе
циация за
к верхушке
ка и череш
вание чер
Формирова
чинаться о
ванию, от
по всей пл
нок характ
результате ч
точки. У д
ляется пут
листа. Эт
и только о
пластинка
ток в осно
лярного р
ется растя
клеток ме

В лист
ют на мор
ров роста
нии листа
точков у
гербициды

Ауксин
делительн
синов из

определяется способностью растений накапливать во времени биологических процессов. В пасмурные дни — в период восстановления ориентировки растений. Изменение циклов роста и начинается после полудня и увеличивается интенсивность и начинается утром. В облачные и пасмурные дни до полудня. Во второй половине дня из-за недостатка света обусловлено свойством растений периодов активного роста цитоплазмы клеток. Междоузлия растут аналогично, но пластинки плодоносящего винограда Ркацители растут быстрее, а междоузлия побегов в облачные. У сортовых плодоносящих растений, у сорта Алишта — наоборот. В пасмурные дни — наоборот. В ясные дни, однако, междоузлия растут независимо от интенсивности проявления ритмичности физиологических процессов как для организма в целом, а чередование клеток ритмичностью, чтобы обеспечить нормальное взаимодействие минеральных элементов растений. Особенно

сильное влияние на рост оказывает азот, связанный с биосинтезом белка и нуклеиновых кислот. Недостаток фосфора и калия тормозит рост стебля. Избыток элементов питания, кроме азота, угнетает рост растения из-за засоленности почвы. Интенсивный рост наблюдается при внесении органических удобрений, содержащих в доступной форме элементы питания и различные стимуляторы роста (ауксины, витамины).

Различные яды (сероводород, цианиды, окислы серы и азота, кислоты, светильный газ) угнетают окислительные процессы, рост, вызывают полегание стеблей. Перекись водорода и соли марганца способствуют вертикальному росту стебля.

Лист возникает на конусе нарастания побега и представляет собой группу меристематических клеток, которые дифференцируются в зачаточный лист. Дифференциация зачаточного листа протекает от основания к верхушке. Из вершины образуется листовая пластинка и черешок, а из нижней — влагалище листа и основание черешка в месте его прикрепления к стеблю. Формирование листовой пластинки в почке может начинаться от основания к вершине, от вершины к основанию, от середины листа вверх и вниз или равномерно по всей пластинке. Для большинства листовых пластинок характерно наличие нескольких точек роста, в результате чего на них образуются зубцы, лопасти, листочки. У двудольных рост листовой пластинки осуществляется путем равномерного роста по всей площади листа. Этот рост обусловлен растяжением клеток и только отчасти их делением. У однодольных листовая пластинка удлиняется за счет образования новых клеток в основании листа, т. е. путем базального интеркалярного роста. Рост пластинки в толщину осуществляется растяжением клеток палисадной ткани и делением клеток мезофила.

В листовых зачатках много ауксинов, которые влияют на морфогенез листа. Повышенные дозы стимуляторов роста вызывают разнообразные изменения в строении листа (ненормальное жилкование, срастание листочков у перистых листьев и др.). Аналогично действуют гербициды.

Ауксины обуславливают листопад. Образование отделительного слоя связано с уменьшением притока ауксинов из листовой пластинки в черешок и нарушением

в нем соотношения этилена и ауксинов перед листопадом.

Строение листовой пластинки определяется длительностью освещения. Свет стимулирует деление клеток, но тормозит их растяжение. Поэтому в тени листья вырастают крупнее и тоньше, чем на свету.

Пониженная температура тормозит рост листа в длину, но стимулирует его рост в толщину. При этом у морозостойких сортов озимой пшеницы фаза растяжения клеток ослабевает сильнее, чем у нестойких. Почти аналогичное явление наблюдается при уменьшении коллоидносвязанной воды в клетках молодых листьев. В них сокращается содержание аминокислоты триптофана, являющейся предшественником ауксина.

Рост листьев зависит от содержания элементов питания в растении. На этом основана листовая диагностика, позволяющая на основании химического анализа листа делать прогнозы урожая, своевременно вносить подкормки и т. д. Так, наличие кобальта стимулирует рост листьев, отсутствие молибдена тормозит разрастание листовой пластинки в обе стороны от центральной жилки.

В связи с особенностью роста листьев у растений установлены четко выраженные градиенты в содержании воды, разнообразных химических соединений, активности ферментов, интенсивности транспирации, фотосинтеза, дыхания в листьях, расположенных на разной высоте по стеблю (табл. 22). Такой же закономерности подвержены и белки, которых в верхних листьях всегда больше, чем в нижних.

22. Градиенты воды и углеводов в листьях созревающего табака (Львов, Березнеговская, 1934)

Листья (снизу)	Вода (в % от массы сырого вещества)	Сахара	Крахмал	Сумма углеводов
		в % от массы сухого вещества		
1—2	81,2	18,18	6,25	24,43
3—4	77,3	19,00	15,82	34,82
5—6	73,4	13,93	22,47	36,40
7—8	68,1	15,06	32,77	47,83
9—10	63,2	10,79	43,45	55,24

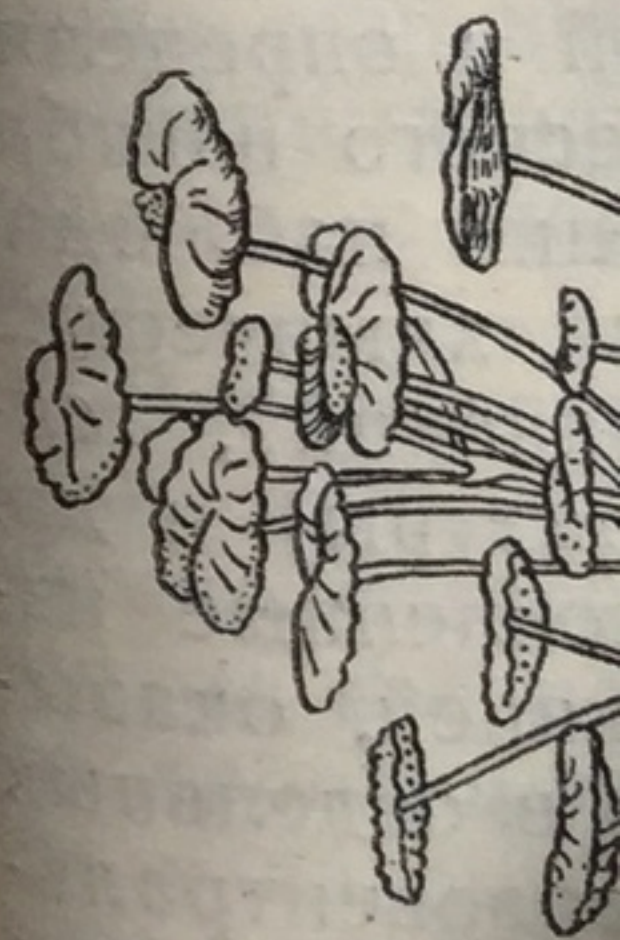
Старение листа сопровождается прекращением его роста, в основе чего лежит снижение содержания белка и накопление не используемых на другие биосинтезы

углеводов (сахаров),
гибирование фотосинтеза
го происхождения ферментов,
гликозидов, пигментов,
пирации, увеличения
лоидносвязанно

ТРО

Благодаря
в пространстве
образны и имеют
растений к усл
вающие накло
ред за счет п
корни на новы
У некоторых р
совершая круг
чиваются к све
и питательным
жений обуслов
и нутации.

Тропизм
нием одностор
стороннем осв
гибы органов
освещенной и



углеводов (сахаров, крахмала, инулина, клетчатки), ингибирование ферментов и биосинтез веществ вторичного происхождения (алкалоидов, липидов, терпенов, гликозидов, пигментов), ослабление фотосинтеза, транспирации, увеличение свободной воды и уменьшение коллоидносвязанной.

ТРОПИЗМЫ, НУТАЦИИ, НАСТИИ

Благодаря росту растения способны передвигаться в пространстве и времени. Эти движения крайне разнообразны и имеют большое значение в приспособлении растений к условиям среды. Многие слабо одревесневающие наклонно растущие побеги продвигаются вперед за счет прироста в длину, периодически образуя корни на новых участках стебля (тыква, ежевика). У некоторых растений верхушки стеблей находят опору, совершая круговые движения; листья и стебли поворачиваются к свету; корни передвигаются в почве к влаге и питательным веществам. Особенности ростовых движений обуславливают деление их на тропизмы, настии и нутации.

Тропизмы — изгибы органов растений под влиянием односторонне действующих факторов. При одностороннем освещении проявляется **фототропизм** — изгибы органов вследствие различной интенсивности роста освещенной и теневой сторон; **геотропизм** — изгибы ор-

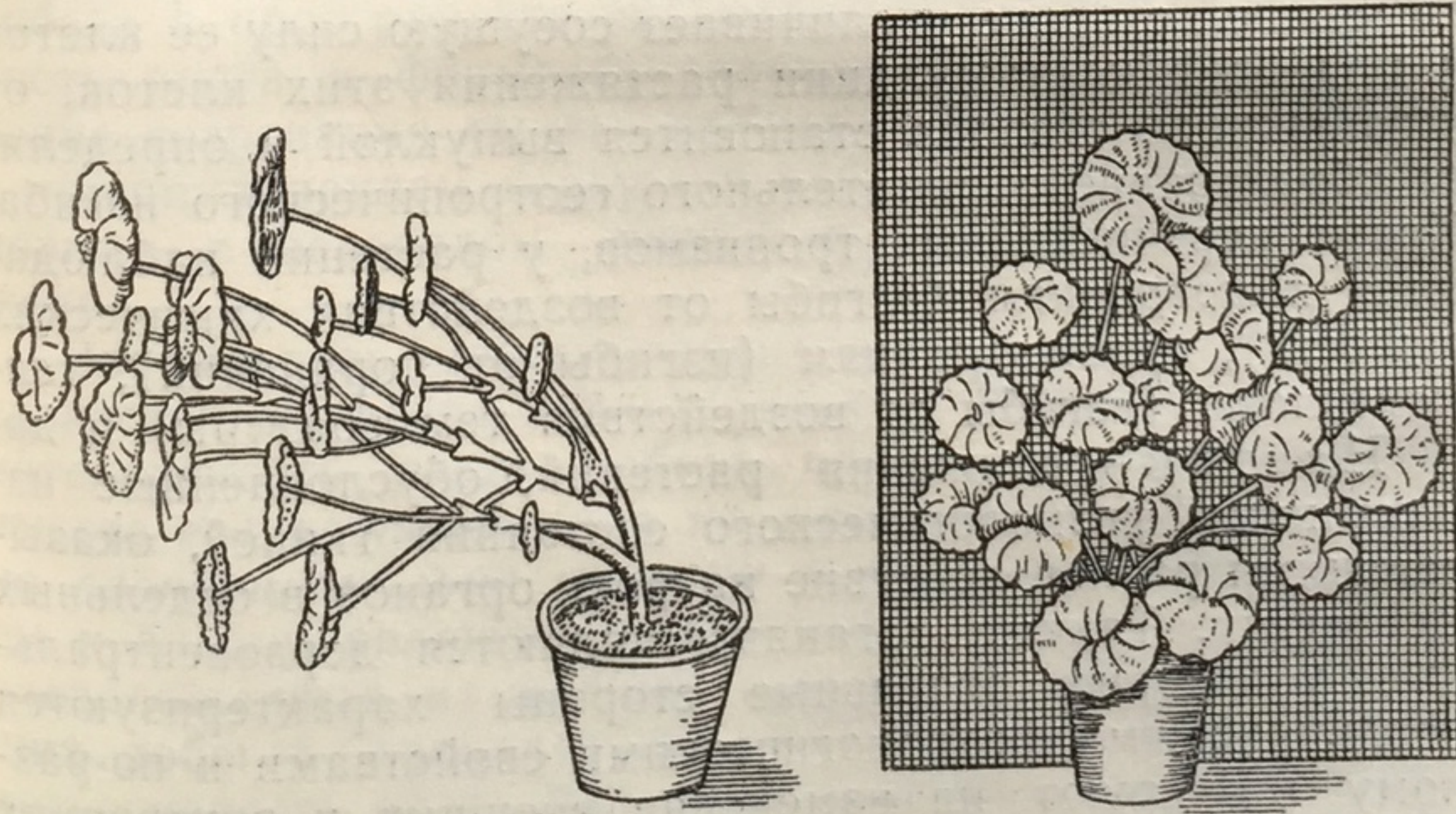


Рис. 15. Фототропизм листьев и стеблей.

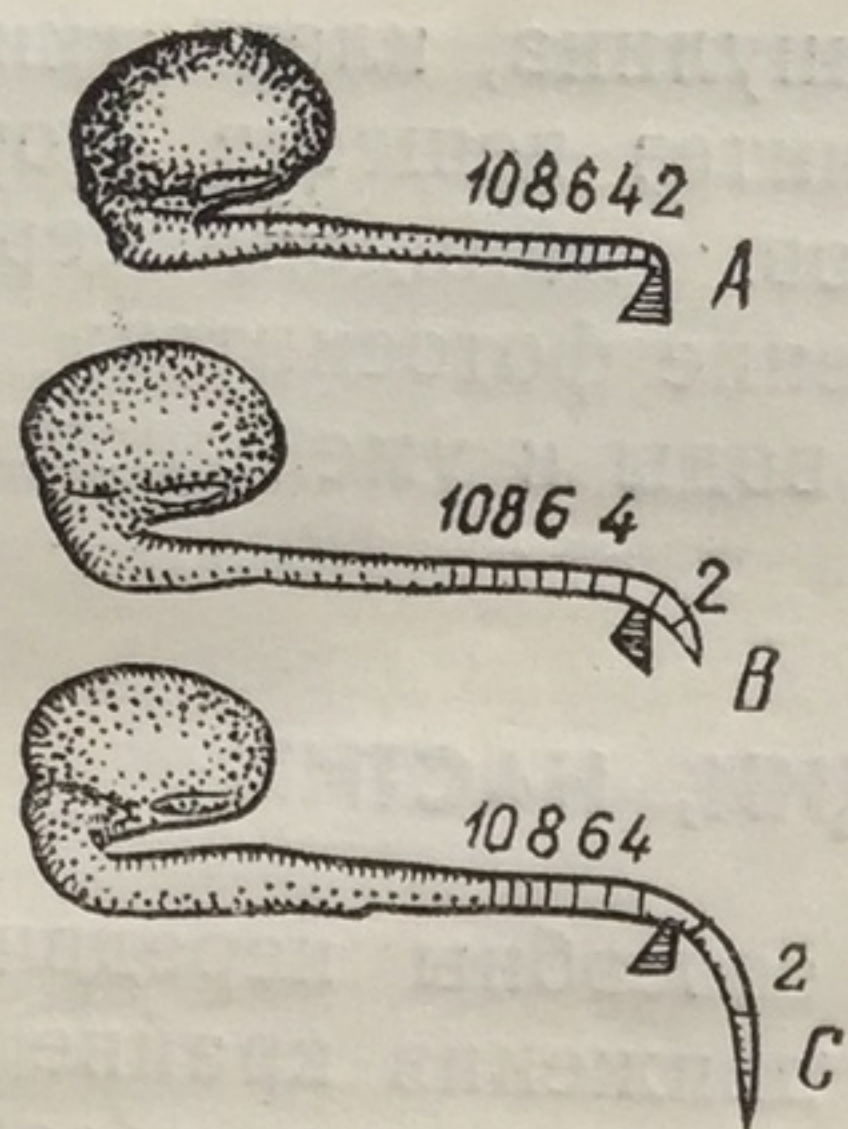


Рис. 16. Геотропический изгиб корня:

А — сразу после нанесения меток; В — через 7 ч; С — через сутки.

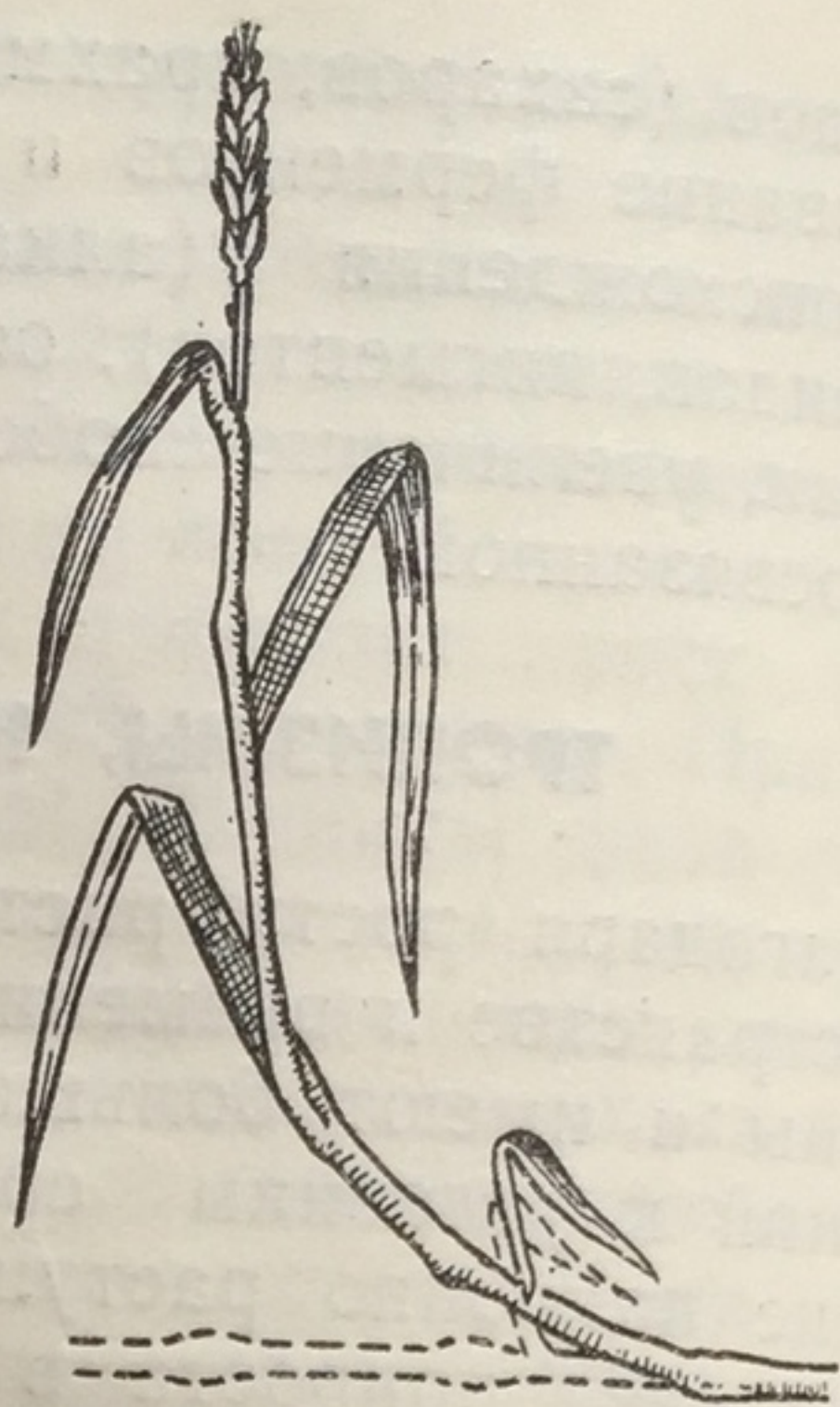


Рис. 17. Геотропический изгиб стебля.

ганов под действием силы притяжения Земли. Если положить растение горизонтально, то через некоторое время стебель изогнется вверх, а корни — вниз, т.е. стебель обладает отрицательным геотропизмом, а корни — положительным. Под действием силы тяжести возникают значительные изменения распределения осмотического давления и сосущей силы в клетках разных сторон горизонтально ориентированного органа. Скопление осмотически активных веществ на физической нижней стороне увеличивает сосущую силу ее клеток и приводит к стимуляции растяжения этих клеток, отчего нижняя сторона становится выпуклой и определяет образование отрицательного геотропического изгиба. Кроме перечисленных тропизмов, у растений наблюдаются *хемотропизм* (изгибы от воздействия химических веществ), *травмотропизм* (изгибы от поранений), *термотропизм* (изгибы от воздействия температуры) и др.

Настии — движения растений, обусловленные изменениями физиологического состояния тканей, оказывающими разное действие на рост органов в отдельных их частях. Такими органами являются дорзовентральные, у которых отдельные стороны характеризуются неодинаковыми физиологическими свойствами и по-разному реагируют на изменение внешних и внутренних условий. Распространенными настическими движения-

ми оказы
и гипонаст
ны на раз
тнвополож
и ночи на
раскрываю
алка, осли
гидронасти

Помимо
ний наблю
неравномер
сторон ори
стическим

У мимос
каются по
нии к плод
паются се

Н у т а
интенсивно
верхушка
ют кругов
вокруг кот
в вертика
для выющи

Ростов
цию стебл
форму поб
у стеблей
побега в
ность рос
рение соз
с прищип
довых — с
жение.

Взаимо
сивностью
интенсивн
высоте ег
но пропор
ем к зако
располож
щих побе
интенсивн
физически

ми оказываются *эпинастии* — изгибы органов книзу и *гипонастии* — изгибы органов кверху. Настии основаны на разной скорости растяжения клеток тканей, противоположно расположенных на органе. От смены дня и ночи наблюдаются *фотонастии*, при которых цветки раскрываются и закрываются (одуванчик, ночная фиалка, ослинник); изменение водоснабжения вызывает *гидронастии*.

Помимо ростовых настических движений, у растений наблюдаются движения, обусловленные созданием неравномерного тургорного натяжения у клеток разных сторон органа. Такие движения называются *сейсмонастическими*.

У мимозы при механическом воздействии резко опускаются побеги и листочки, у недотроги при прикосновении к плодам створки мгновенно раскрываются и высыпаются семена.

Н у т а ц и и — периодически повторяемые изменения интенсивности роста отдельных сторон органа. При этом верхушка стебля или листовой усик бобовых совершают круговые движения для соприкосновения с опорой, вокруг которой закручиваются и удерживают растение в вертикальном положении. Эти движения характерны для вьющихся растений.

Ростовые движения растений определяют ориентацию стеблей и листьев в пространстве, обуславливают форму побега. Ослабление отрицательного геотропизма у стеблей вызывает полегание у злаков. Ориентация побега в пространстве оказывает влияние на интенсивность роста и формообразовательные процессы. Ускорение созревания тыквы, арбуза, огурца, дыни связано с прищипыванием верхушки побегов к земле, а у плодовых — с переводом ветвей в горизонтальное положение.

Взаимосвязь между ориентацией побегов и интенсивностью их роста характеризуется законом Фехтинга: *интенсивность роста побега прямо пропорциональна высоте его расположения на материнской оси и обратно пропорциональна наклону к вертикали*. Дополнением к закону являются возрастные изменения листьев, расположенных на разных ярусах. У наклонно растущих побегов проявляется *анизофиллия*, при которой интенсивность роста больше у листьев, появившихся на физически нижней стороне побега, чем у листьев физи-

чески верхней стороны. У таких побегов ИЭТ белков сдвинута в кислую сторону и содержание нуклеиновых кислот больше, чем у побегов вертикального роста.

Ростовые движения листьев, цветков и других органов растений характеризуются суточной ритмичностью, определяющейся изменениями фотопериодических условий. В основе периодичности движений лежит *эндогенный ритм*, т.е. внутренние физиологические изменения, для которых характерна определенная размерность, приспособленная к суточной смене условий освещения, акцептором чего служит пигментная система листьев, чувствительная к красному и дальнему красному свету.

Современные представления о движении живых организмов основываются на определении В. А. Энгельгардта: «единство во множестве». Единство процесса заключается в повышении активности аденозинтрифосфатазы, в превращении АТФ и сократительных белков. Множество процесса характеризуется разнообразными формами движений от плазмодия миксомицетов растений до высокоспециализированной мышечной ткани.

ПОНЯТИЕ ОБ ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ КАК ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ФОРМООБРАЗОВАНИЯ

Живой и неживой мир планеты Земля едины по своей материальности. Материя существует в виде различных конкретных систем, находящихся в постоянном развитии. Органический мир является одной из таких систем, которая зародилась в недрах геологической системы и в известной мере считается продуктом ее развития. Поэтому органический мир не может развиваться без постоянной связи с окружающими его материальными системами неживой природы. Развитие органического мира — это развертывание системы в пространстве с последовательной сменой во времени качественных особенностей.

Система органического мира в пространстве ограничена внешней природой, внешней средой и внешними условиями. Внешняя природа — все то, что окружает органический мир в целом. Она существует самостоя-

тельно, независимо от него и развивается по своему пути. Внешняя среда — материальные системы, оказывающие воздействие на органический мир или изменяющиеся от его воздействия. Внешние условия — элементы окружающей среды, которые включаются в состав органической системы и обеспечивают ее существование и развитие. Такое ограничение обуславливает органическому миру во время его развития избирательное отношение к элементам внешней среды, его аналитическую деятельность, предопределяемую наследственностью, согласно с чем совершается специфический обмен веществ. Всеобщий обмен веществ отличается от биологического тем, что он совершается независимо от жизненных потребностей организмов и нередко ведет к их разрушению.

Каждый живой организм на протяжении своей жизни претерпевает качественные изменения, характерные для отдельных этапов жизненного цикла, или онтогенеза, или индивидуального развития. Изменение качественных особенностей организма — процесс, в котором оплодотворенная яйцеклетка или вегетативный зачаток в результате деления клеток приобретает форму, характерную для взрослого организма (рис. 18). Онтогенез организмов характеризуется: морфологическими изменениями, в результате которых образуются ткани, органы и весь организм в целом; физиолого-биохимическими процессами, протекающими в клетках, тканях и органах организма; реализацией генетической информации, заложенной в строении молекул ДНК; экологической приспособленностью к условиям внешней среды и эволюционной изменчивостью, происходящей при переходе от предков к потомкам на разных этапах филогенеза.

У растений различают *вегетативное развитие* — процесс формирования вегетативных органов и *генеративное развитие* — переход к цветению и последующему плодоношению. Большинству видов высших растений свойственно половое размножение, а низшим — бесполое. У некоторых групп растений половой процесс совсем отсутствует. При бесполом и вегетативном размножении наследуются свойства только одного организма, характеризующиеся возрастным состоянием. Половое размножение имеет преимущества для сохранения вида: во-первых, сочетание наследственных свойств

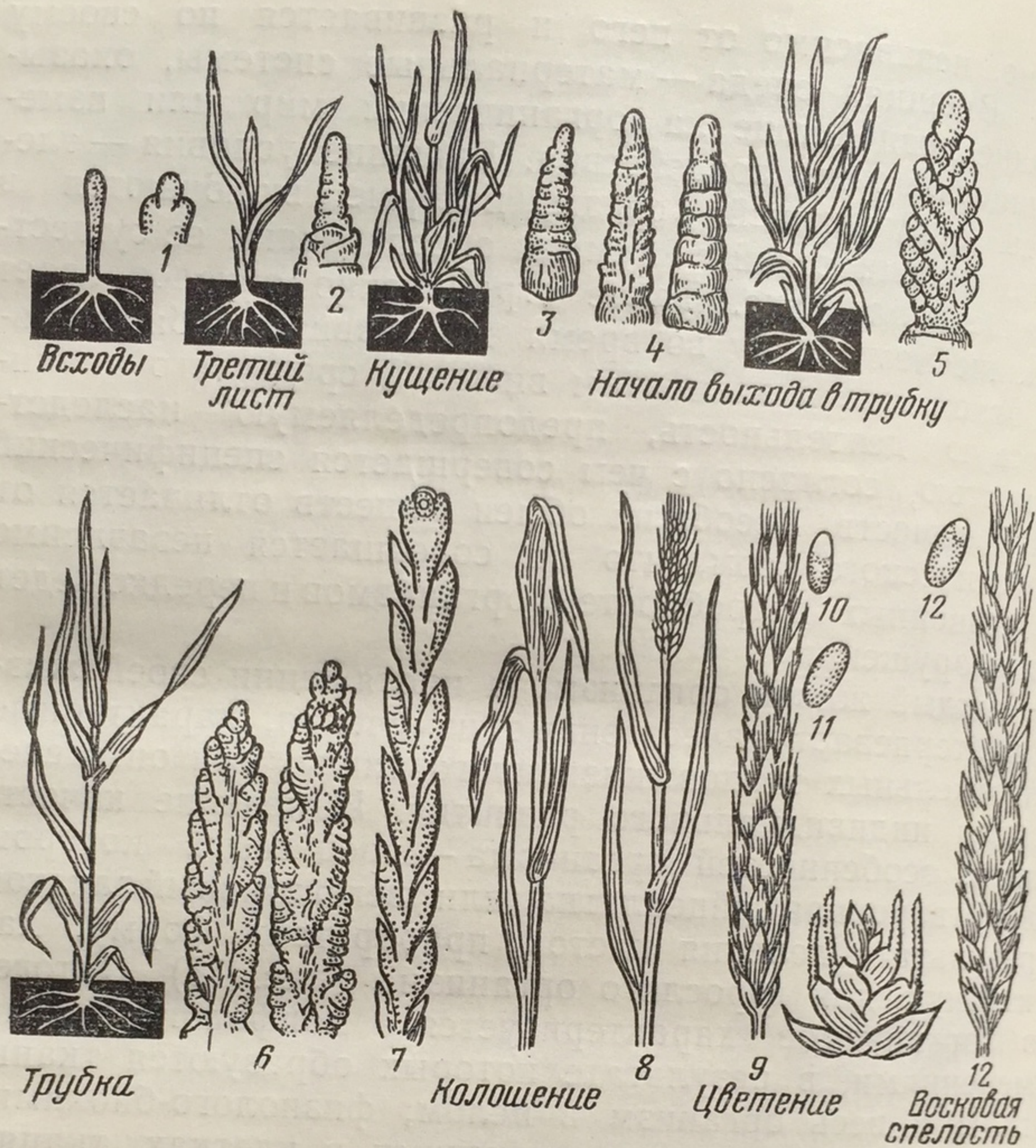
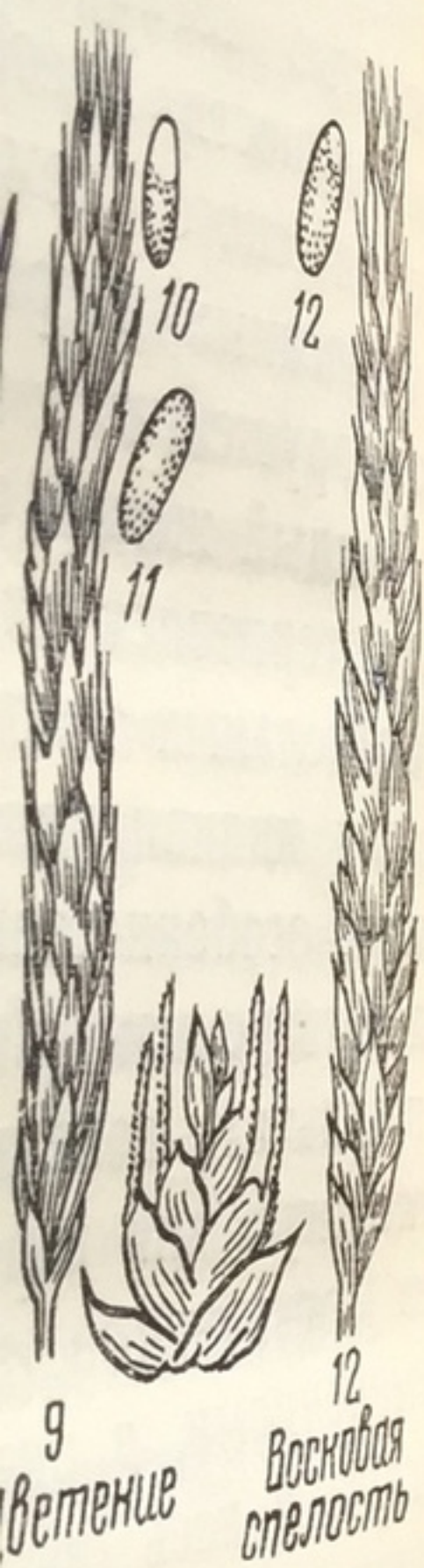


Рис. 18. Фазы развития и этапы органогенеза пшеницы:

1 — недифференцированный конус нарастания; 2 — дифференциация зачаточного стебля; 3 — сегментация верхней части конуса нарастания; 4 — начало формирования колосковых бугорков; 5 — формирование цветков; 6 — формирование пыльников и пестика; 7 — формирование половых клеток; 8 — выколашивание; 9 — цветение, оплодотворение, образование зигот; 10 — формирование зерновки; 11 — молочная спелость; 12 — восковая спелость и созревание семян.

материнского и отцовского организмов приводит к образованию новых признаков; во-вторых, возрастает приспособленность потомства к условиям существования, увеличиваются адаптивные свойства организма; в-третьих, получается более многочисленное потомство; в-четвертых, создается возможность заселения потомством большей территории и попадания семян в новые условия, способствующие увеличению изменчивости.

Хотя внешние среда и условия влияют на индивидуальное развитие организмов, последние развиваются в основном по определенной унаследованной программе,



Онтогенез пшеницы:
дифференциация зачаточ-
а нарастания; 4 — начало
ние цветков; 6 — формиро-
лорых клеток; 8 — выкола-
е зигот; 10 — формирование
елость и созревание семян.

низмов приводит к
вторых, возрастает
ловиям существования;
войства организма;
исленное потомство;
заселения потом-
ания семян в новые
ению изменчивости.
едние развиваются в
дованной программе.

заключенной в ядре клетки, а точнее в молекулах ДНК, содержащихся в хромосомах. Молекулы ДНК, являясь начальным звеном в биосинтезе белка, определяют количественную и качественную стороны его, а следовательно, и процессы формирования органов и свойств организмов. Поэтому онтогенез определяется последовательным образованием в разных частях организма конституционных и ферментных белков, специфичных для данных органов, — морфоструктур. Возникновение морфоструктур зависит от взаимодействия ядра и цитоплазмы, связанного с другими клетками развивающегося организма и условиями внешней среды. Этот фактор ослабляет или усиливает взаимосвязь между белками гистонами и ДНК. Гистоны, соединенные с фосфатными группами ДНК по обе стороны спирали, блокируют определенные участки молекулы ДНК, удерживая их в недействительном состоянии. В определенное время развития организма взаимодействие ядра и цитоплазмы снимает гистонную блокаду с ДНК, и, согласно наследственной информации, организм из вегетативного развития переходит в генеративное с образованием новой морфоструктуры — цветка. Далее в онтогенезе у организма появляются и исчезают другие морфоструктуры, характерные для данного вида.

Онтогенез в эволюционном развитии постоянно изменяется, и в настоящее время это изменение прослеживается на примерах онтогенезов низших и высших растений.

У одноклеточных, колониальных и других примитивных водорослей, грибов и подобных им организмов онтогенез представлен в виде различных морфоструктур — бионтов, которые могут самостоятельно существовать. В течение года развитие низших организмов ограничено периодом от прорастания споры до образования споры. Весной при влажной почве спора прорастает в таллом, наиболее приспособленный для жизни в этих условиях. Как только на почве скапливается вода, в талломе образуются зооспоры, которые выходят из него и ведут независимый образ жизни. При подсыхании почвы зооспоры прорастают, образуя новый таллом.

Во время летней засухи таллом превращается в цисту, способную выдержать любое обезвоживание. Такие взаимопревращения бионтов у низших наблю-

даются до осени, и все они отражают приспособленность организма к внешней среде. Параллельно с образованием бионтов низшие организмы развиваются и в конечном счете приобретают способность к образованию новых спор, т. е. к размножению. С наступлением осени у водорослей и грибов образуются половые органы — гаметангии с гаметами, дающие покоящиеся зиготы, приспособленные к зимним условиям. Следовательно, в процессе индивидуального развития низшего организма отсутствует внутренне закрепленный, последовательно сменяющийся порядок качественных изменений.

У высокоорганизованных водорослей (харовых, бурых, багрянок) и высших растений при правильном чередовании бесполого и полового поколений сформировался единый цикл онтогенеза. В эволюционном развитии у этих организмов один из бионтов постепенно доминировал по отношению к другим морфоструктурам. Эта доминантность бионта совпала с продолжительностью периода благоприятных условий для организма. У такого бионта появляющиеся морфоструктуры не отделялись, а помогали ему пережить неблагоприятные условия. Так со временем у одного бионта образовались органы, обуславливающие лучшее усвоение внешних условий и определенный порядок качественных изменений организма. Следовательно, эволюция онтогенеза шла от водоросли — предка с четырьмя бионтами — к псилотовым и папоротникам — с тремя и, наконец, к семенным растениям с одним бионтом. Однако эволюция онтогенеза продолжается. Изучение С. С. Хохловым многочисленных форм апомиксиса послужило основой для теории появления нового эволюционно более совершенного типа бесполосеменных растений. Переход к этому типу осуществляется через редукцию половых органов.

ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ К УСТАНОВЛЕНИЮ РАЗНОКАЧЕСТВЕННЫХ ЭТАПОВ ОНТОГЕНЕЗА

Развитие органического мира немыслимо без развития неорганических систем, они едины, как едины онтогенез индивидуума с внутренними и внешними факторами, обуславливающими качественные изменения организма, приводящие его к размножению. В работах

И. В. Мичурина жизни растений, состоящего из различных этапов, различными. По И. В. Мичурину зиготы прорастания — от цветения до состояния полного роста и обильного плодотворения и характеризуются различными качественными изменениями в развитии. Это формирование по ягодам по физиологическим формам, а по стволу, обладающему. Эта закономерность используется. Основным явлением растений является явление яровости, которое проявляется в интенсивности сезонных биологических процессов. Известно, что осенью, зимой дают урожай. Посев озимых действует по отношению к урожаю вследствие действия. Яровизм — это явление, которое так и называется переходом к урожаю.

И. В. Мичурина намечается тенденция к рассмотрению жизни растения не как однородного процесса, а состоящего из внутренне обусловленных, качественно различных этапов, в течение которых растение обладает различными свойствами и реакцией на внешнюю среду. По И. В. Мичурину, онтогенез древесных состоит из следующих этапов: эмбрионального — от первого деления зиготы до прорастания семени; молодости — от прорастания семени до первого цветения; возмужания — от цветения до первых лет плодоношения; взрослого состояния — от начала плодоношения до интенсивного роста и обильного плодоношения; старения — от обильного плодоношения до ослабления роста, плодоношения и смерти. Следовательно, этапы онтогенеза характеризуются не только количественными, но и качественными изменениями организма. Если культурное растение в начале онтогенеза имеет некоторое сходство со своими дикими предками, то к стадии возмужания оно формируется как культурный сорт. Особенности этапов онтогенеза обнаруживаются в различии побегов дерева по ярусам. Побеги, идущие от корневой шейки, по физиологическим особенностям близки к диким формам, а побеги, образующиеся все выше и выше по стволу, обладают свойствами сорта.

Эта закономерность в развитии плодовых растений используется в работах по селекции растений.

Основными регуляторами ритмов роста и развития растений являются процессы, совершающиеся под действием яровизации и фотопериодизма. Они обеспечивают интенсивное использование растением благоприятных сезонов года и способность к переживанию критических для жизни периодов (морозы, засуха). Известно, что озимые зерновые культуры, высеянные осенью, зимуют в фазе кущения, а весной колосятся и дают урожай зерна. Опыты показали, что при весеннем посеве озимые не колосятся, потому что не подверглись действию пониженной температуры, которую они испытывают в условиях зимы. Это явление называется последствием пониженных температур или яровизацией. Яровизация для озимых культур является механизмом, обеспечивающим как перезимовку растений, так и последующее развитие вегетативных органов с переходом в генеративное состояние для формирования урожая.



Рис. 19. Яровизированная (слева) и неяровизированная (справа) пшеница (сорт Украинка).

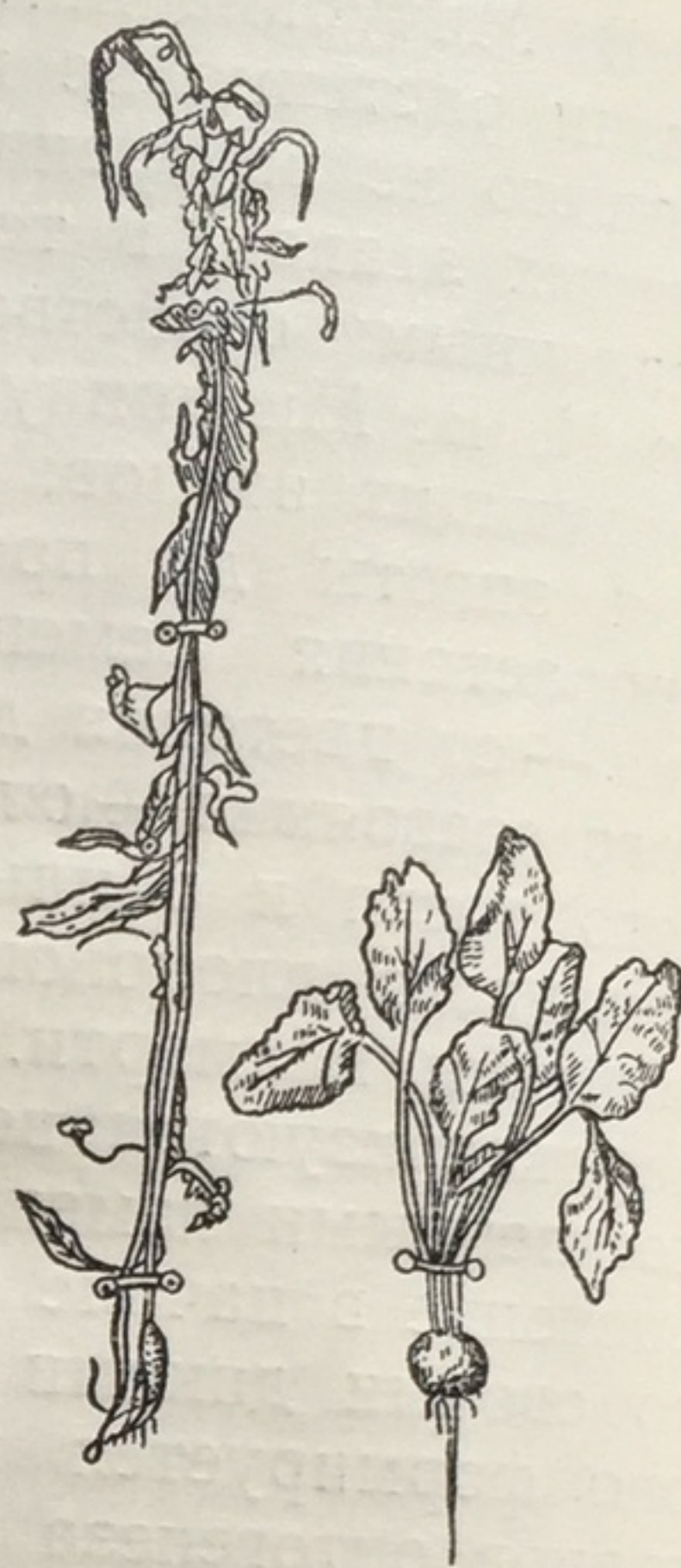


Рис. 20. Яровизированная (слева) и неяровизированная (справа) свекла.

У многолетних травянистых растений, таких как многолетняя рожь, ячмень луковичный, ежа сборная, овсяница луговая и др., имеется специальный механизм снятия яровизационных изменений при образовании зачатков новых побегов. У них в течение онтогенеза сохраняется озимость, что обеспечивает их ежегодную приспособленность к перенесению морозов и засухи. Новые укороченные побеги обладают высокой устойчивостью как к морозам, так и к жаре, поэтому они появляются после стмирания отплодоносивших побегов и тем самым обеспечивают растение в целом высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам среды. Однако действие пониженных температур на растение не является абсолютным, оно может быть заменено действиями других факторов, также обеспечивающих нормальное развитие организма.

Применение этих факторов имеет практическое значение в сельском хозяйстве, цветоводстве, селекции. Яровизируя семена озимых культур, можно получать

2—3 поколения
ния селекци
вого года х
ется при пр
Теплые ван
сирени и ла
Следующ

ся фотопери
жит листа
тропических
длины дня
отделительн
может быть
при этом ре
и наоборот.
ния заранее
неблагоприя
ного онтоген
интродукции
дании новы
данной геогр

Удлиняю
собствует б
из вегетати
мым опреде
ячменя. У к
в этих усло
ся биомасса
нии дня, т.
спелые сорт
а редис и р
коротком дн

Таким о
ние яровиз
что они выр
индивидуал
эволюцией.

При раз
предположе
мональной
нальную то
хода расте
достаточно
Цветение

2—3 поколения в год, что особенно важно для ускорения селекции. Потребность корнеплодов и капусты первого года жизни в пониженной температуре используется при правильной организации их семеноводства. Теплые ванны, эфиризация позволяют получать цветы сирени и ландыша в зимнее время.

Следующим регулятором развития растений является *фотопериодизм*, или длина дня. Примером этому служит листопад у деревьев умеренной зоны осенью и у тропических растений перед летней засухой. Изменение длины дня активизирует деление клеток и образуется отделительный слой у основания черешка. Листопад может быть задержан дополнительным освещением, но при этом резко снижается морозоустойчивость растений и наоборот. Следовательно, фотопериод данного растения заранее подготавливает организм для перенесения неблагоприятного сезона года с сохранением нормального онтогенеза. Это особенно важно иметь в виду при интродукции и акклиматизации растений, а также создании новых сортов, приспособленных к фотопериоду данной географической широты.

Удлиняющийся день в весенне-летний период способствует быстрому переходу *длиннодневных* растений из вегетативного в генеративное состояние и тем самым определяет скороспелость сортов пшеницы, ржи, ячменя. У *короткодневных* растений (соя, просо, сорго) в этих условиях развитие задерживается, накапливается биомасса, а урожай зерна образуется при укорочении дня, т. е. во второй половине лета. Поэтому скороспелые сорта проса высевают как пожнивные культуры, а редис и редьку выращивают весной и осенью при коротком дне.

Таким образом, теоретическое и практическое значение яровизации и фотопериодизма заключается в том, что они выражают общую существенную закономерность индивидуального развития растений, определяемую эволюцией.

При разработке проблемы развития выдвигались и предположения о значении для цветения веществ гормональной природы. М. Х. Чайлахян выдвинул гормональную теорию развития, согласно которой для перехода растения к цветению ему необходимо накопить достаточное количество гормона цветения — флоригена. Цветение растения, растущего в неблагоприятных для

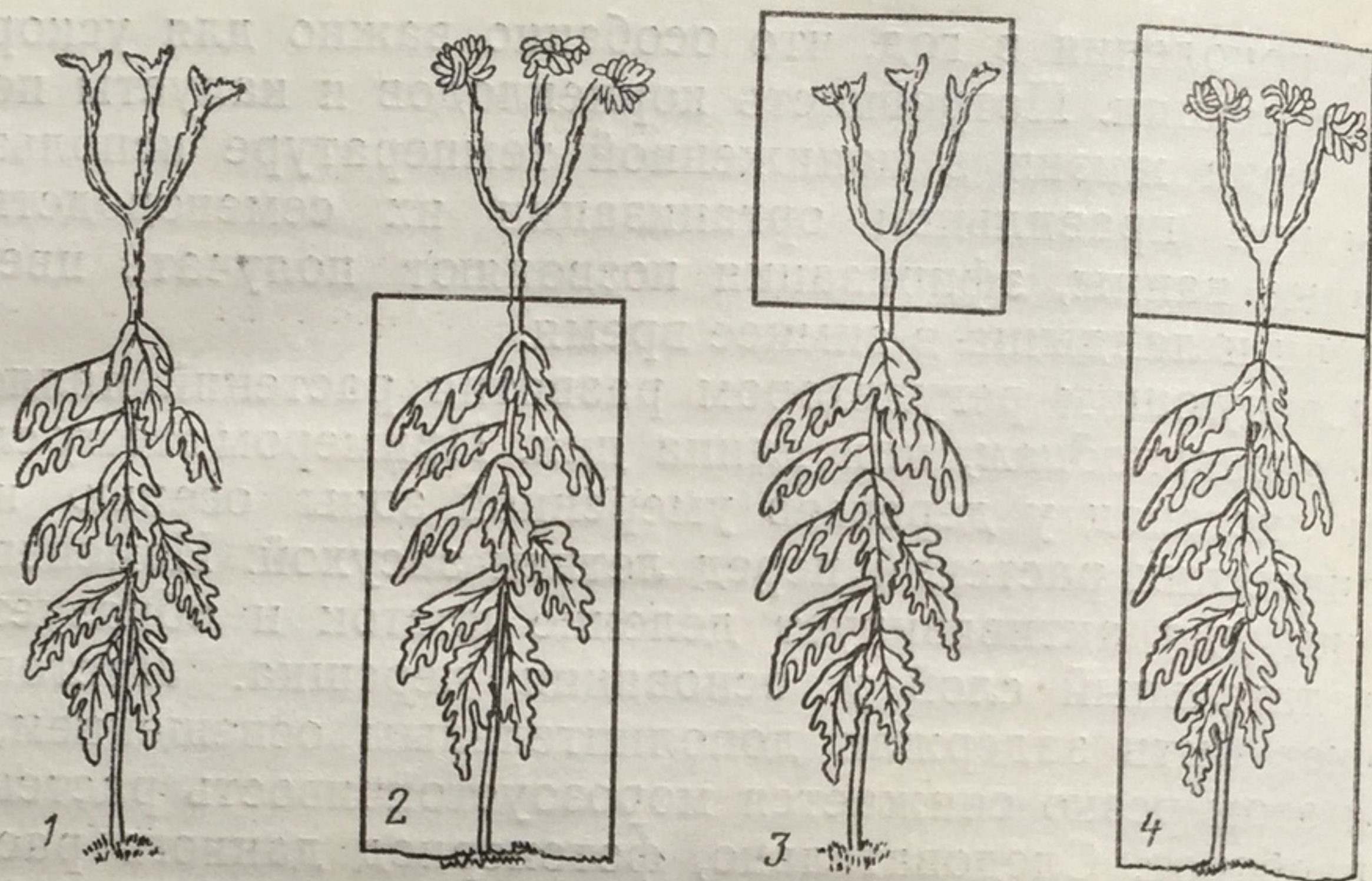


Рис. 21. Роль листьев в фотопериодической реакции растений (схема):

1 — растение выращено на длинном дне; 2 — листья находились на коротком дне, верхушки побегов — на длинном; 3 — листья находились на длинном дне, верхушки побегов — на коротком; 4 — все растение выращено на коротком дне (в рамке части растения, получившие короткий день).

этой фазы условиях, ускорялось, если к нему прививали побег с растения цветущего или нецветущего, но получившего воздействие соответствующей длиной дня.

У растения имеется физиологически связанная система: лист—точка роста. Лист воспринимает фотопериодический стимул, а в точке роста он реализуется в виде цветка.

Стимул перемещается только по живым клеткам флоэмы черешков листа и стебля. Химическая природа флоригена пока не выяснена. Открытие гиббереллинов, обладающих сильным действием на развитие многих видов растений, позволило заключить, что они гораздо сильнее действуют на цветение растений длинного дня, чем на развитие короткодневных форм. Поэтому М. Х. Чайлахян предполагает двухкомпонентное строение флоригена: гиббереллин и антезин. Первый необходим для роста побега, а второй для формирования цветка.

Эффективность гиббереллина по ускорению цветения проявляется у тех растений, зацветание которых задерживается из-за торможения стеблевания, напри-



...ческой реакции растений

...листья находились на коротком
...находились на длинном дне
...выращено на коротком дне
...короткий день).

...если к нему приви-
...или нецветущего,
...ответствующей длиной

...гически связанная сис-
...спринимает фотоперио-
...он реализуется в виде

...по живым клеткам
...ебля. Химическая при-
...яснена. Открытие гибо-
...м действием на развитие
...лило заключить, что они
...цветение растений длин-
...короткодневных форм. Поз-
...олагает двухкомпонентное
...ин и антезис. Первый
...а второй для формирова-
...по ускорению цвете-
...зацветание которых за-
...стеблевания, наприм-

мер у злаков. Под действием гиббереллина ускоряет-
ся не только рост стебля у злаков, но и развертыва-
ние листьев, что увеличивает их численность, а сле-
довательно, и акцептирование фотопериодического
стимула для развития организма. Аналогичное влияние
оказывает гиббереллин на двухлетние растения, у кото-
рых на первом году жизни при нормальных условиях
стебель остается укороченным и вытягивается только
на второе лето после перезимовки. Обработанные гиб-
береллином растения зацветают в первый год. Кроме
гиббереллина, аналогичным свойством обладает кине-
тин, ускоряющий цветение периллы краснолистной при
изолированной культуре верхушек побегов, и стероиды,
стимулирующие цветение у дурнишника (короткоднев-
ное растение) в условиях длинного дня. В последнее
время установлено наличие сопряженных систем мета-
болических факторов: соотношение углеводов и азот-
ных соединений, соотношение активности металлсодер-
жащих оксидаз (фенолазы, цитохромоксидазы, перок-
сидазы, аскорбиноксидазы) и оксидаз остаточного
дыхания (желтый флавиновый фермент); соотношение
ауксинов и нуклеинового обмена; образование гибо-
реллина — фактора формирования стебля и антезина —
фактора формирования цветка.

Названные метаболиты образуются у всех растений
независимо от их отношения к длине дня и условий
среды, но переход к цветению осуществляется только
при определенном их соотношении. У длиннодневных
растений цветение происходит при повышенном накоп-
лении углеводов, усилении активности металлсодержа-
щих оксидаз, увеличении содержания ауксинов и на-
коплении гиббереллинов.

Для короткодневных растений необходимо повыше-
ние содержания азотистых соединений, высокая актив-
ность оксидаз остаточного дыхания, увеличение метабо-
литов нуклеинового обмена и образование антезинов.

Таким образом, в настоящее время внутренний ре-
гулятор трудно признать однокомпонентным вещест-
вом — «гормоном цветения». Скорее можно считать его
комплексом химических стимуляторов и ингибиторов,
среди которых существенная роль принадлежит компо-
нентам нуклеинового обмена.

ВНУТРЕННИЕ И ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ СТАРЕНИЯ И ОМОЛОЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Окончание онтогенеза сопровождается завершением индивидуального формообразования органов и наступлением естественной смерти. Этот период онтогенеза называется *старением*. Старение растений в отличие от животных имеет свои особенности: 1) растение хотя и целостный, но сложный организм, метамерные органы которого формируются на протяжении всей жизни; 2) листья, цветки и плоды наряду с общим возрастом организма имеют собственные возрастные изменения; 3) старение неодинаково проявляется у различных жизненных форм растений; 4) разнообразие процессов старения — результат приспособленности к условиям жизни под действием изменчивости и естественного отбора. Поэтому у растений наряду со старением существенное значение имеют процессы омоложения, когда у организма повышается жизнеспособность от полового и вегетативного размножения, регенерации корней из каллуса, изменения взаимодействия органов при обрезке и влияния условий среды. Степень омоложения может быть глубокая при половом и вегетативном размножении и регенерации из каллуса. У новых организмов наблюдается устарение всех онтогенетических изменений родительских форм. Неглубокое омоложение характеризуется наличием возрастных изменений омолаживаемого растения, усилением синтеза и самообновления белков у омоложенных побегов и повышенной интенсивностью роста.

Разработка приемов регулирования старения и омоложения растений находит широкое применение в сельском хозяйстве. Суть этих явлений находит отражение в теориях, разработанных Н. П. Кренке (1940) и П. Г. Шиттом (1958). «Теория циклического старения и омоложения растений» Н. П. Кренке раскрывает сущность индивидуальных возрастных изменений, которые приводят к соответствующему формообразованию и естественной смерти индивидуума. В течение онтогенеза наряду с постепенным старением у организма наблюдаются процессы частичного омоложения, которые имеют периодический характер. Омоложение не возвращает организм в исходное состояние, а степень омоложения в онтогенезе постепенно уменьшается, так

как индивидуума. Полное снятие ганизма, возникает полным по

У каждого никновения изный возраст м до данного м и на циклическая среда, но старения, а т смерти от стар

Заслугой Н рения и омо онтогенеза, хот цессами; опред вегетативных зависимости метамерных ор тояния растен не- и позднес вий на физиол логическим пр

Применител блема старени том. По его м протекают па сопутствует в биологические ных культур н жения. Опре довых деревь и др. Шитт вп ных качествен цикл плодово периодов по с плодоношения приемы агрот нительно к к

В последн общебиологич омоложения с ния всех орг ния строения

как индивидуальное развитие — процесс необратимый. Полное снятие возрастных изменений возможно у организма, возникшего половым путем, так как он обладает полным потенциалом жизнеспособности.

У каждого растения имеется общий возраст от возникновения из зиготы до данного момента и собственный возраст метамерных органов от их возникновения до данного момента. Хотя на онтогенез, а вместе с ним и на циклическое старение и омоложение влияет внешняя среда, но ничто не может приостановить процесс старения, а тем более избежать его завершения — смерти от старости.

Заслугой Н. П. Кренке является установление старения и омоложения как самостоятельных процессов онтогенеза, хотя и находящихся в связи с другими процессами; определение закономерности изменения роста вегетативных органов в ходе онтогенеза; определение зависимости изменений морфологических признаков метамерных органов от физиолого-биохимического состояния растения; разработка диагностики ранне-, средне- и позднеспелости, а также влияния внешних условий на физиологическое состояние растения по морфологическим признакам.

Применительно к плодово-ягодным культурам проблема старения и омоложения разработана П. Г. Шиттом. По его мнению, процессы старения и омоложения протекают параллельно. Отмиранию одних клеток сопутствует возникновение других. Шиттом выявлены биологические особенности разных видов плодово-ягодных культур на основе процессов их старения и омоложения. Определено становление жизненных форм плодовых деревьев, кустовой вишни, смородины, малины и др. Шитт впервые в науке установил наличие возрастных качественных изменений у корней. Жизненный цикл плодового дерева Шитт разделил на 9 возрастных периодов по соотношению роста вегетативных органов, плодоношения и усыхания, и, наконец, он разработал приемы агротехники плодово-ягодных культур применительно к каждому возрастному периоду.

В последнее время, согласно гипотезе Стрелера об общебиологических молекулярных основах старения и омоложения организмов, молекулярной основой старения всех организмов считают разнообразные нарушения строения и воспроизведения молекул белков и ну-

клеиновых кислот, как основных биополимеров, участвующих в физиолого-биохимических процессах, составляющих основу жизни. Важнейшими показателями старения являются: снижение оводненности тканей и гидрофильности сухого вещества, содержания белков, РНК, калия, магния, интенсивности фотосинтеза и дыхания; изменение направленности биохимических процессов в сторону гидролиза; усиление лигнификации и суберинизации клеточных стенок; снижение зольности сухого вещества; повышение проницаемости клеточных мембран для оттока питательных веществ в молодые растущие органы; замедление и прекращение роста — нарушение соотношения между стимуляторами и ингибиторами роста. Нарушения возникают в ходе онтогенеза, а темпы их накопления обусловлены наследственной особенностью организмов и влиянием условий среды. Одноклеточные организмы устраняют эти изменения при делении клеток, поэтому продолжительность их жизни зависит от частоты смены питательной среды.

Многоклеточные организмы тоже обновляются за счет деления клеток в образовательных меристемах. Но наличие большого числа дифференцированных клеток, прекративших деление, обуславливает накопление возрастных изменений, в результате чего организм отмирает.

Таким образом, у высших растений наибольшее значение в процессах старения и омоложения имеют взаимодействия между корнем и стеблем, вегетативными и генеративными органами, растением и внешней средой.

Значение взаимодействия между корнем и стеблем в онтогенезе определяется тем, что корень не только орган поглощения воды и элементов питания, но и орган биосинтеза органических веществ: аминокислот, амидов, пуриновых оснований, нуклеотидов, которые используются для жизнедеятельности клеток надземной биомассы растения. Корень снабжает стебель цитокининами — стимуляторами деления клеток, которые являются специфическим фактором роста и поддержания жизнеспособности надземных органов. В обмен стебель обеспечивает корень продуктами фотосинтеза: белками, липидами, углеводами, кислотами, витаминами. Такое взаимодействие закономерно изменяется в ходе роста, развития, старения и омоложения растения.

В начале он
стеблем наи
вень жизнед
ранственного
их это взаим
щем старени
бенно у оди
прекращение
рением имен
в организме
формирующ
нических ве
тем снижает
ся дальнейш

На интен
влияет удал
ских бобов,
подсолнечни
жай зеленой
ется тем, чт
гормональн
листьев и ст
к соцветиям
кое состоян
ся реакцией
сению небл
колений. Ан
доносивших

Взаимод
ет огромное
в виду прис
действия. Н
ность, темп
гербициды,

Растения
подвергают
результате
и снизиться
ческой зоне

Высокая
плазме, ка
старении р
чему озими
морозостой

В начале онтогенеза взаимодействие между корнем и стеблем наиболее полное и обеспечивает высокий уровень жизнедеятельности организма, но по мере пространственного удаления листьев от корней и старения их это взаимодействие ослабляется и выражается в общем старении растения. У травянистых растений, особенно у однолетников, переход к цветению сопряжен с прекращением листообразования. Параллельно со старением имеющихся листьев снижается фотосинтез, и в организме наблюдается отток питательных веществ к формирующимся плодам и семенам. Поступление органических веществ в корень уменьшается, а вместе с тем снижается и его активность. Общим итогом является дальнейшее ослабление всего организма.

На интенсивность омоложения и задержку старения влияет удаление генеративных органов у гречихи, конских бобов, нута, люпина, льна, горчицы, фасоли и подсолнечника, в результате чего увеличивается урожай зеленой массы и корней в 2—3 раза. Это объясняется тем, что созревающие семена и плоды выделяют гормональные вещества, которые вызывают старение листьев и стебля и отток питательных веществ из них к соцветиям. Однолетние злаки слабо реагируют на такое состояние организма. Их быстрое старение является реакцией организма на приспособленность к перенесению неблагоприятных условий и быстрой смене поколений. Аналогичное явление наблюдается и у отплодоносивших стеблей травянистых многолетников.

Взаимодействие растения и условий среды оказывает огромное влияние на старение организма, если иметь в виду приспособительное происхождение этого взаимодействия. Наиболее сильное влияние оказывают влажность, температура, корневое питание, световой режим, гербициды, грибы и бактерии, приемы агротехники.

Растения озимой пшеницы и ржи в зимний период подвергаются комплексу неблагоприятных факторов, в результате чего может погибнуть большая часть посева и снизиться урожай. Поэтому в каждой агроклиматической зоне существуют свои оптимальные сроки посева.

Высокая морозостойкость свойственна молодой цитоплазме, как носителю высокой жизнеспособности. При старении растение утрачивает эту особенность. Вот почему озимые поздних сроков посева, обладающие более морозостойкой цитоплазмой, но не имеющие достаточно-

го количества сахаров, уступают по морозостойкости растениям оптимального срока посева.

Эффективность действия гербицидов зависит от возрастных изменений и состояния эпидермиса. Калийно-натриевая соль (2М-4Х) при правильном применении не повреждает растения льна высотой 6—15 см, так как в это время надземная часть находится в фазе замедленного роста, а листья покрыты толстым слоем воска. В более раннем возрасте, когда проницаемость тканей листьев льна для гербицида большая, возможны ожоги тканей. Повреждения наблюдаются и при высоте растений льна свыше 20 см, так как в этот период растение быстро растет и на молодых листьях недостаточно толстый восковой налет. Зерновые злаки устойчивы к гербициду 2,4-Д в фазе кущения, когда эпидермис хорошо сформирован и конус нарастания находится под прикрытием листьев. При выколашивании злаки очень чувствительны к гербициду в связи с возрастными изменениями цитоплазмы.

Влияние возрастных изменений на устойчивость растений к грибным заболеваниям определяется степенью внедрения гриба в ткани поражаемого растения. Некоторые грибы способны поражать только возрастно молодые растения и не в состоянии проникнуть через кутинизированные клеточные оболочки. К таким болезням относятся черная ножка крестоцветных, твердая головня пшеницы, мучнистая роса дуба. А комплекс грибов, вызывающий сердцевинную гниль яблок, поражает плод после снижения устойчивости паренхимных клеток.

Фитопатологами выделены болезни, такие, как фитофтороз картофеля, церкоспороз сахарной свеклы, септориоз томата, желтая ржавчина пшеницы, антракноз клевера, мучнистая роса и ржавчина люцерны, которые проявляют себя лишь в соответствии с возрастными изменениями растений. При задержке старения болезни не наблюдаются.

Применение калия и меди увеличивает устойчивость растений к грибным заболеваниям и задерживает старение. Аналогичное действие на растение оказывает азот, а противоположное — кальций. Преобладание калия над кальцием в растении увеличивает гидрофильность коллоидов цитоплазмы и водоудерживающую способность ее; изменяет направленность биохимических

процессов в синтезе, что удлиняет период фотосинтетической фазы ускоряет и сокращается рального питания процесса старения

Из агропри- кое распростр- помощи котор- у молодых дер- жайность и ка- Отсутствие об- чество плодов- гопритное вл- физиологическ- прироста или- отношения ме- темой; усилен- кроны. Силь- плодоношение- регулярную о- расте, а глу- Однако такое- деревья все р- старения у т- посадки карто- точных корне-

ЛА

Рабо- Н

Ход работ- торую вставл- закрытии бан- ливают воду- туда свернут- гу для созда- росших семен- решками дли- мощи заостр-

процессов в сторону подавления гидролиза и усиления синтеза, что свойственно молодым тканям; у листьев удлиняет период собственного возраста и активизирует фотосинтетическую деятельность. Под действием фосфора ускоряется формирование вегетативных органов и сокращается онтогенез. Поэтому с изменением минерального питания растения изменяется и скорость процесса старения.

Из агроприемов, применяемых в садоводстве, широкое распространение получила обрезка деревьев, при помощи которой не только формируется скелет кроны у молодых деревьев, но и обеспечивается прирост, урожайность и качество плодов в период старения дерева. Отсутствие обрезки ускоряет онтогенез, ухудшает качество плодов, снижает урожай и зимостойкость. Благоприятное влияние обрезки определяется удалением физиологически ослабленной верхней части годичного прироста или ветвей высших порядков; изменением соотношения между надземными частями и корневой системой; усилением ростовых процессов и омоложением кроны. Сильная обрезка задерживает и уменьшает плодоношение, ослабляет корневую систему. Поэтому регулярную обрезку следует проводить в среднем возрасте, а глубокую, омолаживающую — в старческом. Однако такое омоложение дает временный эффект и деревья все равно необходимо заменять. Для задержки старения у травянистых растений применяют летние посадки картофеля, летние посевы для получения маточных корнеплодов, подкашивание клевера и др.

ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ

Работа 16. Получение большой кривой роста. Наблюдение за геотропизмом корней

Ход работы. Берут банку с корковой пробкой, в которую вставлены 3 иголки таким образом, чтобы при закрытии банки они оказались внутри нее. В банку наливают воду (не больше $\frac{1}{3}$ ее объема) и опускают туда свернутую в виде цилиндра фильтровальную бумагу для создания влажной атмосферы. Затем берут 3 проросших семени гороха, фасоли или бобов с прямыми корешками длиной 1—1,5 см. На корешок тушью при помощи заостренной деревянной палочки наносят 10 меток

на расстоянии 1 мм одна от другой, начиная от конуса нарастания. Горошину осторожно накалывают на иглу (не задевая корешка и почечки) так, чтобы корень был ориентирован вертикально вниз. Второй проросток помещают таким образом, чтобы корешок располагался горизонтально. У третьего проростка отрезают кончик корня не более чем на 1—2 мм и располагают так же, как и второй проросток. Пробку вставляют в банку, которую затем ставят в темное место при температуре 20—25° С.

Через сутки линейкой измеряют на первом проростке расстояние между метками, вычисляют прирост и графически изображают его, откладывая на оси абсцисс номера отрезков, а на оси ординат — приросты. Соединив точки, получают большую кривую роста.

У второго проростка кончик корня круто изгибается вниз и растет в вертикальном направлении, т. е. проявляется геотропизм.

У третьего проростка с удаленным кончиком корня геотропический изгиб не возникает. Следовательно, восприятие раздражения от действия земного притяжения локализовано в кончике корня.

Большую кривую роста можно получить и на стебле. Для этого используют проростки подсолнечника, тыквы, огурца и других растений. Метки наносят на расстоянии 2 мм друг от друга на протяжении 2—3 см, начиная от верхушки. Через сутки измеряют расстояние между метками и вычерчивают большую кривую роста.

Материал и оборудование. Проростки семян, банка с корковой пробкой, иголки, тушь, деревянные палочки, фильтровальная бумага, линейки.

Работа 17. Наблюдение фототропических изгибов

Ход работы. Проростки проса, овса или ячменя выращивают до высоты 4—5 см в темноте в небольших сосудах с влажными опилками или почвой.

На половину взятых для опыта проростков, пока они не прорвали колеоптиля, надевают маленькие светонепроницаемые колпачки, прикрывающие самую верхушку. Колпачки готовят из фольги, для чего оборачивают ее вокруг спички и закручивают свободный конец.

Опытные и контрольные проростки ставят в условия сильного одностороннего освещения. Для этой цели слу-

жит 3
ры ил
ким о
че
наруж
колпа
нии, а
света,
Сл
жения

Ма
ками, ф

1. Поче
2. В чем
3. Есть
4. Кака

жит зачерненный внутри очень плотный ящик из фанеры или картона, снабженный на одной стороне маленьким отверстием на высоте проростков.

Через 1—2 дня пребывания проростков в камере обнаруживается, что те проростки, на которые были надеты колпачки, продолжают расти в вертикальном направлении, а проростки без колпачков изгибаются в сторону света, что вызывается неравномерным ростом.

Следовательно, местом восприятия светового раздражения является верхушка coleoptilya.

Материал и оборудование. Семена, сосуды с почвой или опилками, фольга, фототропическая камера.

Контрольные вопросы

1. Почему растения растут ритмично?
2. В чем физиологическая суть движений у растений?
3. Есть ли развитие процесса онтогенетического формообразования?
4. Какая разнокачественность этапов онтогенеза?

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ВНЕШНИМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ВНЕШНИМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Растительные организмы обладают свойством отвечать на действие внешних условий среды разнообразными защитно-приспособительными реакциями. Познавание закономерностей, лежащих в основе устойчивости растений, позволяет не только диагностировать эти свойства на различных этапах онтогенеза, но и изменять их в сторону значительного повышения устойчивости.

Живые организмы в процессе эволюции наиболее целесообразно приспособились не только в пространстве, но и во времени. Главным регулятором времени живой природы является Солнце. Все живое на нашей планете в процессе исторического развития живет по «солнечным часам», поэтому главные проблемы биологии связаны с системами и их организацией во времени и пространстве и с изучением цикличности процессов, протекающих в живом организме. Различные процессы в зависимости от их уровня характеризуются неодинаковыми промежутками времени. Если для эволюционных процессов они составляют миллионы лет, онтогенетических — период жизни поколения, то для физиологических — минуты и часы, а для молекулярных — доли секунды. В это время проявляется основное свойство живой материи — *ритмичность* биологических функций. Сейчас уже твердо установлено, что любое биологическое явление, любая физиолого-биохимическая реакция имеют периодическую природу и все функциональные системы, как и организм в целом, являются ритмическими системами. Живые организмы в течение многих миллионов лет живут в условиях ритмических изменений геофизических параметров среды. В процессе эволюционного развития у них выработались физиологические приспособления, кото-

рые помогают им наилучшим образом существовать в тех или иных условиях внешней среды.

В биологических системах время может быть объективно представлено не только на основе длительности тех или иных процессов, но и их упорядоченности. Эта упорядоченность процессов, происходящих в организмах, выражается в форме биологических ритмов, которые возникли в тот период эволюции, когда образовались клетки, способные синхронизировать колебания своих процессов с суточными изменениями условий среды.

Биологические ритмы представляют собой всеобщее свойство живых систем, они тесно связаны с регуляторными процессами в организмах. В биологическом ритме отражается поведение системы во времени, а интервалы между повторяющимися состояниями системы принимаются за единицы биологического времени. В любой биологической системе регистрируется большое количество ритмов различных функций. При нормальных условиях они определенным образом согласованы во времени между собой и с ритмами внешней среды, а в своей совокупности образуют временную организацию системы, в которой единицей биологического времени считается такой ритм, который в наибольшей степени отражает общее, интегральное поведение данной конкретной системы во времени и является биологически важным для существования, выживания и развития системы.

Основным биологическим ритмом является циркадный, или околосоточный, ритм — неотъемлемое свойство живых систем, составляющее основу их организации. Важность циркадного ритма для жизнедеятельности всего организма обусловлена совпадением длительности периода околосоточного ритма с длительностью периода обращения Земли вокруг собственной оси. Если согласованность — точность работы циркадных ритмов — способствует нормальной жизнедеятельности организма и в конечном счете является одним из непеременимых условий сохранения здоровья и работоспособности, то нарушение циркадной системы способствует возникновению патологического (болезненного) состояния. При действии на организм неблагоприятных факторов, как и при различных патологических процессах, одним из ранних проявлений функциональных нарушений, как правило, является нарушение фазовой архитектоники циркадной системы, т. е. смещение по фазе тех или иных суточных рит-

мов. Изучение фазовой архитектоники циркадной системы используется в качестве интегрального критерия для оценки общего функционального состояния организма и определения динамики адаптивных сдвигов.

Таким образом, стабилизацию циркадных ритмов можно рассматривать как свидетельство устойчивой адаптации, так как первоначально экзогенный суточный ритм (как и ритмы с другими периодами) в эволюции жизни под действием отбора закрепляется в структурно-функциональных параметрах биологических систем и становится эндогенным, внутренне присущим этим системам ритмом.

К внешним условиям среды наряду с почвой и климатом относятся грибы, бактерии и насекомые, которые эволюционируют вместе с растениями. Поэтому, согласно теории Н. И. Вавилова о генетических центрах происхождения культурных растений, исходный материал для селекции на устойчивость надо искать на совместной родине хозяина и паразита, где совершается их сопряженная эволюция. Растение-хозяин на своей родине проявляет исключительную изменчивость. Даже самоопыляющиеся растения склонны к перекрестному опылению, и поэтому гетерозиготность, а следовательно, изменчивость и усиленное формообразование в высокой степени свойственны растениям на их первичной родине. Но это в равной степени присуще и паразитам из мира микроорганизмов и вредных насекомых. В результате дивергенции растение-хозяин образует все новые и новые разновидности и формы, а растение-паразит образует все новые и новые расы и биотипы. Образование новых внутривидовых таксонов осуществляется путем гибридизации и мутаций, а у паразита из мира грибов — еще и путем гетерокариозиса. Эволюция хозяина совершается на перманентном инфекционном фоне, а сопряженная эволюция хозяина и паразита доставляет огромный материал для естественного и искусственного отборов. Результатом сопряженной эволюции является выживание и сохранение в естественной обстановке устойчивых форм хозяина, несмотря на то что паразит образует новые, нередко более вирулентные расы и биотипы, называемые агрессивными. Если любой паразит из мира микроорганизмов или насекомых попадает со своей родины тем или иным путем в другое полушарие (из западного в восточное или из северного в южное), он, как

правило, чаается в историче родины па

Так п она из Се Америку. ром на о ря жизни температу легко пер к этому простран ные расы

Приме та на их между ди тофторой новной о перманен лезни, п и другие разовани лloidных, ются зн Среди бо средне- ра образ именно в возникно века в М между х Мексике родина с древни картофе сался с ставленн ном фон ра сама погубила расправ носными к ней.

правило, создает сильные эпифитотии. Причина заключается в отсутствии устойчивости у растения-хозяина, исторически развившегося в географическом удалении от родины паразита.

Так произошло с ржавчиной подсолнечника, когда она из Северной Америки попала в Европу и в Южную Америку. Уредоспоры гриба способны переноситься ветром на огромные расстояния на большой высоте, не теряя жизнеспособности, выдерживать длительное время температуры — 22°C и ниже. В связи с этим уредоспоры легко переносились по воздуху в Аргентину и Чили, где к этому времени культура подсолнечника широко распространилась. Ныне в этих странах возникли свои местные расы ржавчины.

Примером сопряженной эволюции хозяина и паразита на их совместной родине служат взаимоотношения между дикими клубненосными видами картофеля и фитофторой в Мексике и Гватемале. Здесь находится основной очаг формирования фитофторы и сложился перманентный естественный инфекционный фон этой болезни, поражающей преимущественно дикий картофель и другие пасленовые. Здесь же древний очаг формирования диких клубненосных видов картофеля — диплоидных, тетраплоидных и гексаплоидных. Они отличаются значительным внутривидовым полиморфизмом. Среди большого числа разновидностей имеются формы средне- и сильновосприимчивые к фитофторе. Фитофтора образует здесь множество рас и биотипов, причем именно в Мексике образуются ооспоры, обеспечивающие возникновение особо вирулентных рас. На протяжении века в Мексике сложилось биологическое равновесие между хозяином и паразитом. Сравнительно недавно в Мексике начали возделывать культурный картофель, родина которого находится на юге Чили. Остров Чилоэ с древних времен является основным очагом культуры картофеля в Южной Америке. Он никогда не соприкасался с фитофторой и не имеет устойчивости к ней. Доставленный в Мексику, он стал погибать на инфекционном фоне фитофторы. С другой стороны, когда фитофтора сама впервые попала на остров Чилоэ, то она быстро погубила посевы культурного картофеля, а заодно стала расправляться и со всеми чилийскими дикими клубненосными видами, также не имеющими устойчивости к ней.

Интенсивность и направленность протекающих в растении биохимических процессов зависит не только от вида растения и условий внешней среды, но и от изменений внутренней среды, обусловленной онтогенетическим развитием растительного организма. Фаза развития, на которой растение оказывается восприимчивым к неблагоприятным внешним условиям среды, зависит от физиолого-биохимических особенностей последнего. Известно, что семена типичного галофита солероса хорошо прорастают на пресном субстрате и значительно хуже при большом засолении почвы. В природе семена большинства галофитов всходят на сильно опресненных почвах.

Весной, когда прорастают семена солероса и сведы, верхние слои солончаковой почвы содержат крайне незначительное количество солей благодаря их вымыванию зимними осадками, и прорастание семян галофитов происходит в условиях пониженного засоления почвы. Затем по мере роста и развития галофиты приспосабливаются к засорению и приобретают все большую и большую степень солеустойчивости. Возрастающая засоленность субстрата в связи с испарением воды и концентрированием солей в верхних слоях почвы не вредит растениям и переносится ими сравнительно легко. Однако в период образования семян у галофитов понижена солеустойчивость.

Семена содержат солей меньше, но хлора больше, чем гликофиты. Прорастающее семя галофита проходит процесс приспособления к засолению.

Таким образом, приспособление растения к неблагоприятным внешним условиям среды выражается в переходе основных реакций обмена веществ на менее интенсивный уровень. При этом восстанавливается нормальное равновесие между интенсивностью физиолого-биохимических процессов и понижается чувствительность организма к отклоняющимся от нормы условиям среды, в результате чего у растения появляется сопряженная устойчивость к повреждающему фактору. Эта устойчивость, присущая растениям, является генетически наследуемым признаком, проявляющимся в организме в онтогенезе при действии неблагоприятных факторов внешней среды.

ТЕМПЕРАТУРОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

У большинства живых организмов температурные границы активной жизнедеятельности находятся в пределах от 1 до 45° С. При температуре ниже нуля процессы жизнедеятельности замедляются. Вода перестает передвигаться по растению при —7, —8° С, а при —10° С физиолого-биохимические процессы протекают крайне замедленно. В состоянии покоя организмы переносят без ущерба для своей жизнедеятельности как высокие, так и низкие температуры. Сухие семена одинаково переносят как 100° С, так и —273° С. Среди бактерий и сине-зеленых водорослей имеются такие формы, которые выдерживают 70—80° С, но при 28 или 30° С не размножаются. Эти формы обитают в горячих источниках и около них. Среди высших растений таких форм нет.

Суккуленты, особенно из семейства кактусов, способны переносить сравнительно высокие температуры, но не принимают их за норму. Это обстоятельство дает основание считать, что жаростойкость находится в прямой зависимости от места обитания: у водных растений — валиснерии и элодеи — температурный максимум 38,5—41,5° С; у теневых — кислицы и бальзамина — 40,5—42° С; у слаботеневых — гравилата, чистотела, папоротников — 45—46° С; у световыносливых — гвоздики и коловия — до 48° С; у мезоморфных — куколя, дурмана и паслена черного — 44—49,5° С; у суккулентов — очиток и кактус — до 54° С. Жаростойкость растений обуславливается специфической структурой цитоплазмы, которая находится в прямой зависимости от минерального питания. При губительном действии высоких температур у растений наблюдается нарушение микроструктуры цитоплазмы, разрушение белково-липидного комплекса, пластид, гидролиз белков и липоидов, нарушение дыхания и усвоения энергии, которая выделяется в виде тепла, образование аммиака не только как токсичного вещества, но и способствующего выделению тепла. Степень жаростойкости изменяется в онтогенезе растений. Сначала она увеличивается с повышением температуры, а в конце в связи с возрастными особенностями несколько понижается. Увеличение жаростойкости связано с защитными реакциями организма. У бактерий и сине-зеленых водорослей горячих источников и ксеромезофитов (просо, кукуруза) при большом содержании нуклео-

протеидов и повышенном обмене веществ происходит синтез белка, его обновление, повышается гидратация цитоплазмы, содержание связанной воды и общая устойчивость растения. У суккулентов и эвксерофитов, обладающих невысоким обменом веществ, процессы распада начинаются при более высоких температурах. Однако образующиеся при этом органические кислоты связывают ядовитые продукты обмена. При низком обмене веществ дыхание сохраняет свою продуктивность и обновление белка протекает с достаточной интенсивностью. В клетках поддерживаются специфические коллоидно-химические свойства цитоплазмы (вязкость, гидрофильность), повышающие общую устойчивость растений.

К осени температура постепенно понижается и растения испытывают неблагоприятное действие холодов, когда температура опускается до нуля. Холодоустойчивость растений связана с их географическим происхождением. Наиболее чувствительными к холоду являются тропические растения, которые повреждаются холодом в мягком субтропическом и тропическом климате при кратковременном падении температуры ниже 25°C , а в умеренной зоне ниже -10°C . При этом происходит завядание и подсыхание листьев. Побледнение листьев вследствие разрушения хлорофилла при действии холода наблюдается у риса, люфы, коровьего гороха, а у огурцов и подсолнечника холод вызывает побурение листьев. Наиболее холодостойкими являются конские бобы и подсолнечник, выдерживающие 2—3 недели похолодания, после чего рост у них быстро восстанавливается.

По увеличению степени холодостойкости растения можно расположить в следующем порядке: огурец, хлопчатник, фасоль, кукуруза, баклажан, сорго, просо, кунжут, томат, гречиха.

Отдельные органы теплолюбивых культур обладают различной холодостойкостью. У кукурузы и гречихи быстрее всего отмирают стебли, а у риса и коровьего гороха — листья; у сои сначала повреждаются черешки листьев, а затем листовые пластинки; у арахиса сначала отмирает корневая система, а у томата — первая цветочная кисть. У рассады арбуза, дыни, огурца и фасоли довольно часто повреждаются корневая шейка и корневая система от низкой положительной температуры ночью и высокой влажности почвы. Это объясняется

действием болезнетворных микроорганизмов, попадающих на ослабленные холодом растения. Повышение холодостойкости растений состоит в значительной перестройке обмена веществ и субмикроскопической структуры протопласта. Фотосинтетический аппарат становится более прочным, и фотосинтез протекает значительно интенсивнее. Дыхание сохраняет свою продуктивность, а вязкость цитоплазмы очень медленно повышается, что способствует нормальному течению физиолого-биохимических процессов.

Зимой температура опускается ниже нуля, и растение становится морозостойким. Очень морозостойки зимой сибирская лиственница и ель, выдерживающие морозы в -60°C , а летом они погибают от морозов в -4 , -6°C . Это явление объясняется тем, что морозостойкость не есть раз и навсегда данное константное свойство, а приобретается растением в процессе подготовки к зиме. Осенью при сокращении дня и падении температуры у растений начинается процесс приспособления к зимовке. В ясные солнечные дни у растения интенсивно протекает фотосинтез и сильно замедляется дыхание. В результате происходит значительное накопление сахаров, гликопротеидов, липопротеидов, дубильных веществ и липоидов. У древесных растений белки образуют комплексы с другими веществами, а у травянистых — превращаются в более простые устойчивые формы. Увеличивается количество связанной воды, и снижается гидролиз. Гормоны роста блокируются, количество физиологически активных веществ резко снижается. Свободных нуклеиновых кислот почти нет.

После окончания накопления запасных питательных веществ растение становится стойким к морозам не ниже -10 , -12°C . Повышенная устойчивость достигается после снижения температуры воздуха до -2 , -5°C . При этом происходит значительное обезвоживание клетки и растения озимых хлебов могут переносить морозы до -25°C . С наступлением потепления морозоустойчивость падает и полностью теряется при возобновлении роста с началом нового вегетационного периода.

Изменение морозостойкости наблюдается также у генеративных почек в их онтогенезе. При дифференциации генеративных почек и интенсивном росте побегов отмечается усиленное дыхание и низкая водоудерживающая способность тканей. В основаниях и чешуях генератив-

ных почек появляется крахмал и накапливаются глюкоза и фруктоза. В период глубокого покоя снижается интенсивность дыхания, ИЭТ белков цитоплазмы смещается в слабокислую сторону, и повышается водоудерживающая способность клеток. Крахмал гидролизуеться, и накапливаются глюкоза, фруктоза, сахароза и другие олигосахара. При вынужденном покое у генеративных почек полностью отсутствует крахмал и углеводы представлены только олигосахарами: сахарозой и раффинозой. Распускание генеративных почек сопровождается появлением крахмала сначала в основании их, чешуях и чашелистиках, затем в завязях, пыльниках и пыльце. Резко повышается интенсивность дыхания, исчезают аминсахара, уменьшается количество глюкозы, интенсифицируется рост.

Генеративные почки морозостойких древесных пород в более ранние сроки дифференцируются и заканчивают рост, быстрее и полнее осуществляют гидролиз крахмала, а в зимнее время характеризуются высокой водоудерживающей способностью клеток и значительным накоплением сахарозы и раффинозы, являющихся защитными веществами. Таким образом, невозможность совмещения роста и морозостойкости привела к разделению их во времени: в теплые месяцы идет рост, а в холодные возникает морозостойкость, которая возможна только при сильном ослаблении физиолого-биохимических процессов.

Рост годичных побегов древесных растений, произрастающих в северо-западных районах СССР, завершается в короткие сроки (1—1,5 месяца); в условиях влажных субтропиков рост этих же пород продолжается до 3,5 месяца и больше, а в полупустынных районах Средней Азии у растений два периода роста: весенний и осенний. По особенностям роста растения одного вида при произрастании в разных физико-географических условиях отличаются друг от друга сильнее, чем растения разных видов при одинаковых условиях. Растения, своевременно завершающие рост, оказываются и более морозостойкими. Причем растения древовидной формы также более морозостойки, чем растения кустовидной формы. Но для повышения морозоустойчивости одной остановки роста без соответствующего изменения обмена веществ недостаточно. У хлопчатника под влиянием низких положительных температур рост прекращается, но мета-

болизм
отмирае
ется в
веществ
к росту
условий
ской гр
на для
ды выр
частым
нить по
розосто
можнос
этом би
ванию
основой
интенс
вызван
воды и
непосре
льда в
охлажд
ленном
и тогда
более н
ме и ра

Бол
покоя у
период
зонным
ленном
ным сн
ких про
структу
клетки
Глубин
января
Наибол
ния пр
важным
благод
мы из
весных
месяю

болизм не перестраивается, и растение постепенно отмирает. У древесных приостановка роста сопровождается вхождением растений в период покоя, когда обмен веществ настолько изменяется, что они не способны к росту даже при наличии для этого благоприятных условий внешней среды. У сибирской яблони и уссурийской груши продолжительность периода покоя достаточна для районов их распространения. Когда же эти породы выращивают в местностях с длительной осенью и частыми оттепелями, при которых они не могут сохранить покоящееся состояние, эти потенциально высокоморозостойкие культуры легко вымерзают, не имея возможности изменить соответственно обмен веществ. При этом биохимические процессы, способствующие образованию кристаллов льда внутри цитоплазмы, служат основой для повреждения и гибели растений. Усиление интенсивности дыхания и гидролитических процессов, вызванные оттепелью, ведут к увеличению свободной воды и последующему образованию льда, являющемуся непосредственной причиной вымерзания. Образование льда внутри цитоплазмы наблюдается при быстром охлаждении и у слабоморозостойких растений. При медленном охлаждении лед образуется в межклетниках, и тогда растения не вымерзают. Но при длительных еще более низких температурах лед появляется в цитоплазме и растение гибнет.

Большую роль в морозостойкости играет состояние покоя у растений. Под покоем понимается определенный период в жизни растений, связанный с ежегодными сезонными изменениями климата, приводящими к определенному ритму роста. Покой характеризуется значительным снижением интенсивности физиолого-биохимических процессов, изменением их направления, глубокими структурными изменениями цитоплазмы растительной клетки и почти полным прекращением видимого роста. Глубина покоя не остается постоянной, а возрастает до января — февраля, затем начинает падать до весны. Наиболее значительные изменения у покоящегося растения происходят в цитоплазме клеток. При этом самым важным является физиологическое разобщение клеток благодаря втягиванию плазмодесм и выходу цитоплазмы из стенок клетки. Обособленная цитоплазма у древесных покрывается сплошным липоидным слоем с примесью дубильных веществ, а у травянистых растений

липоидный слой несплошной. Запасные вещества превращаются в белково-липоидные комплексы, и все больше увеличивается гидрофобность цитоплазмы. Эти изменения находят объяснение в эволюционном приспособлении древесных к перенесению неблагоприятных зимних условий среды. Особенно важен покой для семян, без которого они плохо прорастают; большая часть их гибнет, а из оставшихся образуются ненормальные, обычно карликовые растения.

В зимний период растения подвергаются не только действию морозов, но и другим неблагоприятным условиям среды: образованию ледяной корки, выпреванию, вымоканию, выпиранию и возврату холодов.

Ледяная корка вызывает вымерзание растений и механическое их повреждение. *Выпревание* растений наблюдается при длительном снежном покрове. Под снегом толщиной до 100 см на поверхности почвы температура поднимается до нуля. При этом у оттаявших растений повышается интенсивность дыхания и резко уменьшается содержание сахаров — до 2%. Такое истощенное растение становится питательным субстратом для гриба — возбудителя снежной плесени, что в конечном счете отражается на недоборе урожая озимых культур. *Вымокание* растений вызывается застоем воды на поверхности почвы в осеннее или весеннее время года. Растения более чувствительны к вымоканию в период прорастания, до образования зеленых листьев. Озимые часто гибнут весной от вымокания из-за общего истощения. *Выпирание* растений связано с разрывом корневой системы. При сильных заморозках замерзает только верхний (до 5 см) слой почвы, который поглощает капиллярную воду из незамерзших нижних слоев. В результате внутри почвы получается ледяная прослойка, приподнимающая замерзший слой почвы и разрывающая корни растений. К *возврату холодов* в ранневесеннее время чувствительны деревья и кустарники, которые уже вышли из состояния покоя и потеряли морозоустойчивость.

Следовательно, растения, выдерживающие зимние условия, считаются зимостойкими для данной почвенно-климатической зоны.

В вегетационный период особенно часто наблюдаются заморозки в условиях Западной Сибири, Крайнего Севера и горных районов, реже — в центральной части

нашей страны. В основе повреждений растений заморозками лежит нарушение структуры цитоплазмы кристаллами льда. Наиболее чувствительны к заморозкам генеративные органы растений. Растения южного происхождения сильнее повреждаются заморозками, чем растения северного происхождения. Чувствительность растения к заморозкам меняется в онтогенезе. Ранние осенние заморозки повреждают бахчевые культуры, картофель, томат, а поздние весенние — хлопчатник, томат и огородные культуры. При действии заморозков снижается содержание хлорофилла и каротиноидов, интенсивность фотосинтеза, количество воды, повышается гидрофильная вязкость цитоплазмы. Последний физиологический показатель является критерием для оценки растений на устойчивость их к заморозкам. В фазу трубкования злаки менее чувствительны к заморозкам, чем в фазу кущения, так как в это время в клетках вязкость цитоплазмы значительно ниже, чем в предшествующую фазу, а во время цветения листья совсем не повреждаются, зато сильно страдают генеративные органы, в клетках которых очень высокая вязкость цитоплазмы. Несколько иная реакция на заморозки у растений высокогорных районов. Листья у них замерзают настолько, что становятся ломкими, но с восходом солнца оттаивают и проявляют активную жизнедеятельность — рост, фотосинтез, дыхание. Молодые листья, не окончившие рост, способны выдерживать значительно большее количество льда и обезвоживание клеток, старые листья увеличивают содержание связанной воды. Одним словом, растения стараются иметь в клетках как можно меньше свободной воды, являющейся источником образования льда.

ВОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Растения в течение вегетационного периода испытывают на себе действие избыточного увлажнения и недостатка влаги. В первом случае растения подвергаются вымоканию, во втором — засухе. Вымокание чаще всего наблюдается при быстром весеннем таянии снега, выпадении большого количества осадков в теплое время, разливе рек и ненормированном поливе по невыравненной площади. При длительном застое воды у растений наблюдаются глубокие изменения метаболизма, приводящие к гибели организма. У табака через 2 дня подвядает

ют листья и стебли, у томата через 4 дня желтеют листья, а у подсолнечника они желтеют через 7 дней. У озимых культур происходит постепенное разрушение хлорофилла, мацерация меристематических тканей листовых влагалищ и отмирание листьев. Сильное повреждение растений отмечается при полном их погружении в воду и температуре выше 5°C . Растения с затопленными верхушками листьев при температуре до 5°C повреждаются слабо и могут даже совсем не повреждаться. Затопление вызывает существенные изменения в газовом режиме почвы. При этом снижается концентрация кислорода и увеличивается содержание углекислоты. Под влиянием анаэробных условий происходит образование токсических соединений железа, марганца, алюминия, серы и усиливается жизнедеятельность патогенных микроорганизмов. Нарушается дыхание корней, которые могут выдерживать анаэробные условия за счет притока кислорода из надземных органов по системе межклетников и воздушным полостям. Корни кукурузы, фасоли и томата остаются живыми в течение нескольких дней, если листья находятся в воздухе, и погибают через сутки при удалении листьев. У затопленных семян риса корни не растут до тех пор, пока почечка не прорастет через толщу воды и не окажется в воздухе. В дальнейшем устойчивость корней к вымоканию обуславливается наличием аэренхимы, которая у корней риса составляет 35% общего объема корней, у кукурузы — 10, а у ячменя — 1%. Поэтому суходольные растения в большей степени страдают от продольного вымокания. От почвенного анаэробноза нарушается корневое питание растений. Особенно снижается активность поглощения корнями азота, калия, фосфора, железа и марганца. У ярового ячменя после недельного вымокания содержание основных элементов питания сократилось на 60%. Ухудшение корневого питания связано с уменьшением количества аэробных нитрифицирующих бактерий и увеличением анаэробных, чаще всего патогенных бактерий. Так, в 1 г почвы с глубины 0,5 см до затопления было 236 760 аэробных бактерий, после затопления — 2834. Нитрифицирующих бактерий соответственно 1313 и 120, а количество анаэробных бактерий возрастает примерно в 10 раз. С деятельностью бактерий тесно связаны превращения органических и минеральных веществ, а следовательно, и до-

ступно
затопле
ного же
тов за
лось во
сичного
инактив
ростки
и гибну
в онтог
значите
няется
темпера
требнос
увеличи
но пада
проращ
с недор
ванными

Нача
ково у
ржи и я
леоптил
в возду
зуются
атмосфе

Усто
дится в
темпера
нии обл
ятным у
процесс
мена на
щей тем
теряют
температ
ется от
растений

Повы
семена с
рид 186
выдерж
достаточ
духа (та

ступность их растениям. В почве после двухнедельного затопления озимой пшеницы и ржи содержание закисного железа увеличилось в 2,5 раза, а количество нитратов за первые 5 дней сократилось до нуля, зато усилилось восстановление сульфатов до сероводорода, токсичного для растений. Проникая в клетки, он инактивирует металлсодержащие ферменты. Даже проростки риса в воде, содержащей сероводород, чернеют и гибнут. Устойчивость растений к вымоканию меняется в онтогенезе. Семена при затоплении повреждаются значительно быстрее, чем взрослые растения. Это объясняется кислородной недостаточностью. При повышении температуры интенсивность жизнедеятельности и потребность в кислороде затопленных семян значительно увеличиваются, а концентрация этого газа в воде заметно падает, в результате чего семена при последующем проращивании в обычных условиях образуют проростки с недоразвитыми первичными корнями или деформированными coleoptilyami.

Начало прорастания семян при затоплении неодинаково у различных культур. У семян озимой пшеницы, ржи и ячменя вначале образуются корешки, а затем coleoptily, которые интенсивно растут, чтобы оказаться в воздушной атмосфере. У риса, наоборот, корни образуются лишь тогда, когда coleoptily начнут поглощать атмосферный кислород.

Устойчивость семян и проростков к вымоканию находится в прямой зависимости от интенсивности роста и температуры. Семена озимой пшеницы в сухом состоянии обладают наибольшей устойчивостью к неблагоприятным условиям среды, так как в это время жизненные процессы у них очень замедлены. Но стоит только семена намочить, как при доступе воздуха и соответствующей температуре у них появляются проростки, и семена теряют устойчивость. В условиях весеннего вымокания температура воды непостоянна, а постепенно повышается от нуля до 20° С и тем самым увеличивает гибель растений.

Повышенной устойчивостью к вымоканию обладают семена озимой пшеницы сорта пшенично-пырейный гибрид 186 как в сухом состоянии, так и охлажденные, т. е. выдержанные при низких положительных температурах, достаточной влажности и минимальном количестве воздуха (табл. 23).

23. Влияние охлаждения семян озимой пшеницы на устойчивость к затоплению (в % живых семян)

Продолжительность за-топления (в сутках)	Охлаждение живых семян температурой				Сухие семена	
	постоянной 4—5° C— 18 суток		переменной 4—5° C— 18 суток и 0—1° C— 15 суток			
	затопление семян при температуре воды (в °C)					
	5	20	5	20	5	20
	5	79,0	80,9	67,0	1,8	95,0
10	77,8	14,0	26,2	1,4	87,0	0,0
15	76,6	0,0	0,0	0,0	77,5	0,0

Значительное охлаждение минимальными для роста температурами повышает устойчивость семян к вымоканию даже при температуре 20° С, в то время как неохлажденные семена полностью гибнут. Однако продолжительное охлаждение семян переменными температурами снижает устойчивость их к вымоканию, и они полностью погибают через 15 суток даже при температуре 5° С.

У прорастающих семян озимой пшеницы процессы жизнедеятельности протекают более интенсивно и выражаются в заметном удлинении coleoptилей и появлении новых корней. В этот период устойчивость у проростков к вымыванию наименьшая. Но реакция у проростков на затопление не всегда одинакова. Она определяется какими-то их внутренними особенностями (табл. 24). Проростки, выращенные из семян, охлаж-

24. Устойчивость к вымоканию проростков озимой пшеницы, выращенных из охлажденных семян (% живых проростков)

Продол- житель- ность за- топления (в сутках)	Проростки из семян, охлажденных темпе- ратурой				Проростки из сухих семян	
	постоянной 4—5°C— 18 суток		переменной 4—5°C— 18 суток и 0—1°C— 15 суток			
	затопление проростков при температуре воды (в °C)					
	5	20	5	20	5	20
	5	76,5	0,0	0,0	0,0	92,5
10	54,0	0,0	0,0	0,0	84,0	0,0
15	28,0	0,0	0,0	0,0	70,0	0,0

денных переменной температурой, оказываются совершенно неустойчивыми к вымоканию даже при температуре 5° С, в то время как контрольные и охлажденные постоянной температурой проявляют устойчивость к вымоканию.

Температура воды 20° С в естественных условиях может быть только в небольших закрытых понижениях. Чаще вода прогревается до 10° С, но и при таком тепловом режиме проростки полностью гибнут через 10 суток. И только при температуре 5° С при пятисуточном затоплении охлажденные и контрольные проростки сохраняют высокую устойчивость.

Таким образом, интенсивность аэробного дыхания у затопленных растений резко падает вследствие инактивации и торможения биосинтезов дыхательных ферментов, снижения энергетического уровня клеток и повышения интенсивности анаэробного дыхания. Образующееся при этом большое количество пировиноградной кислоты подвергается анаэробному окислению до молочной кислоты, ацетальдегида, этилового спирта и отдельных аминокислот, что в конечном счете нарушает обмен веществ. Усиленный гликолиз приводит к быстрому расходованию запасных углеводов и общему истощению организма. В связи с этим устойчивые к вымоканию растения отличаются от неустойчивых: более совершенным дыхательным аппаратом, позволяющим использовать растворенный в воде молекулярный и связанный в виде перекисей или нитратов кислород; повышенной восстановительной способностью дыхания после возобновления аэрации; медленным, но продолжительным усилением гликолиза после погружения растений в воду и меньшим снижением энергетического уровня клеток.

Засушливая погода связана с антициклонами, распространяющимися на сотни и даже тысячи километров. Большинство засух на европейской территории СССР связано с антициклонами, образующимися в районах Азорских островов в Атлантическом океане и Арктике. Влияние засухи сказывается в потере воды клетками, что приводит к нарушению водного режима и образованию водного дефицита (недонасыщенности клеток растения водой). Небольшой водный дефицит считается нормальным явлением, не приводящим к нарушению метаболизма. Однако стоит только водному

дефициту превысить определенную норму, как он становится фактором, отрицательно влияющим на растение. У засухоустойчивых растений для этого необходима потеря более значительных количеств воды, чем у неза-
сухоустойчивых.

Дневной дефицит наблюдается в ясный солнечный день, когда у растений обнаруживаются характерные признаки завядания. При этом у растений резко замедляется рост и в клетках изменяется коллоидная система в том же направлении, что и при старении клетки, т. е. уменьшается водоудерживающая способность и способность к набуханию. Усиливается гидролиз крахмала, возрастает интенсивность дыхания, за счет чего сохраняется оводненность коллоидов цитоплазмы. Это одна из защитно-приспособительных реакций растения, способствующая сохранению его от обезвоживания. У поливных растений отток углеводов из листьев происходит значительно быстрее, накопление ассимилятов в плодах начинается раньше и интенсивнее, снижается активность дыхания и содержание сахаров. Все это обеспечивает нормальную трансформацию и аккумуляцию энергии в процессах фотосинтетического и окислительного фосфорилирования. Следовательно, засухоустойчивые растения должны приспосабливаться в процессе онтогенеза к действию засухи и осуществлять нормальный рост, развитие и воспроизведение благодаря свойствам, возникшим в процессе эволюции под влиянием условий существования и естественного отбора. Помимо биохимических особенностей основными свойствами, обуславливающими устойчивость растений к засухе, являются коллоидно-химические и субмикроскопические свойства цитоплазмы. Эти свойства обладают большой динамичностью в зависимости от этапов онтогенеза, а также от меняющихся условий среды. К коллоидно-химическим свойствам относятся степень гидратации коллоида, количество гидрофильных коллоидов и связанной воды, вязкость и эластичность цитоплазмы, обуславливающие ее субмикроскопическую структуру. Последнее свойство находится в прямой зависимости от засухоустойчивости растений и является характерной особенностью ксерофитов. В группе мезофитов среди культурных растений также имеется зависимость между способностью растения переносить обезвоживание и эластическими свойствами цитоплазмы.

Фо
восход
время
резко
са раз
ные ра
дилас
среде.
ложня
фаз га
ходе р
способ
постеп
гамето
жизни
них ну
движен
ков га
только
шем у
голосе
с помо
творен
для оп
органо
лее пр
множен
щиту с
покров
ется пр
ния в
являет
тельно,
пыльц
когда
к недос
реходом
спороф
вается
тений о
бенно р
ков. В
уменьш
зерна.

Формирование засухоустойчивости растения идет по восходящей кривой в течение онтогенеза. Однако во время образования генеративных органов устойчивость резко падает, что объясняется повторением того процесса развития, который прошли в своей эволюции наземные растения, вышедшие из воды на сушу. Жизнь зародилась в воде, и половой процесс совершался в водной среде. В процессе эволюции организация растений усложнялась, что привело к правильному чередованию фаз гаметофита и хорошо развитого спорофита. При выходе растений на сушу спорофит оказался более приспособленным к наземному существованию; гаметофит постепенно редуцировался. У низших наземных растений гаметофит все еще остается более приспособленным к жизни в воде, чем на суше. Процесс оплодотворения у них нуждается в присутствии свободной воды для передвижения сперматозоидов. У разноспоровых папоротников гаметофит настолько редуцировался, что состоит только из половых органов, и также нуждается в большем увлажнении окружающей среды, чем спорофит. У голосемянных совершился переход от оплодотворения с помощью плавающих в воде сперматозоидов к оплодотворению с помощью пылевой трубки, где необходимая для оплодотворения вода выделяется самим женским органом. Покрытосемянные цветковые растения наиболее приспособлены к жизни на суше. Их органы размножения, особенно женские, получают надежную защиту от неблагоприятных внешних воздействий в виде покровов цветка. Вот почему гинецей меньше повреждается при засухе, чем андроцей. Вот почему многие растения в суровых условиях переходят к клейстогамии, что является одним из способов защиты от засухи. Следовательно, период от образования материнских клеток пыльцы до цветения и оплодотворения включительно, когда проявляется высокая чувствительность растений к недостатку воды в окружающей среде, связанная с переходом от более устойчивой к недостатку воды фазы спорофита к менее устойчивой фазе гаметофита, называется *критическим периодом*. У засухоустойчивых растений он менее длителен, чем у незасухоустойчивых. Особенно резко выражен критический период у хлебных злаков. В это время засуха снижает урожай зерна за счет уменьшения числа зерен в колосе и абсолютной массы зерна. У злаков от засухи повреждается пыльца и про-

цесс оплодотворения протекает ненормально, отчего в растениях наблюдается череззерница. У двудольных (горчица, огурец) в критический период от засухи повреждается семязпочка, что приводит к снижению числа завязавшихся плодов. В критический период физиологические процессы претерпевают сильные изменения. Вязкость цитоплазмы резко возрастает за счет коллоидно-связанной воды. Фотосинтез уменьшается настолько, что при возобновлении полива полностью не восстанавливается. Углеводный обмен нарушается за счет уменьшения сахаров и увеличения гемицеллюлозы. Недостаток углеводов приводит к сдвигу окислительно-восстановительных реакций в сторону окисления, что препятствует процессу оплодотворения из-за нарушения редуционного деления ядра. Вторым препятствием для оплодотворения является накопление свободных аминокислот в результате нарушения азотного обмена. Подкормка медью и бором в это время улучшает углеводный обмен и повышает жизнеспособность пыльцы. Фосфорное питание, свет и водный дефицит усиливают процессы формообразования и ксероморфизма через нуклеиновый обмен. При этом фосфор ускоряет процесс морфогенеза, а водный дефицит, сокращая расход нуклеиновых кислот на рост, способствует быстрой дифференцировке тканей и созданию мелкоклетности. Все это повышает водоудерживающую способность цитоплазмы, интенсивность фотосинтеза и урожай в условиях сухого лета на 20—30%.

Для уменьшения действия засухи в критический период необходимо улучшить корневое питание растений, так как азот, фосфор и калий улучшают физико-химические свойства цитоплазмы, оводненность клеток и общую засухоустойчивость; бор, марганец, цинк и медь повышают гидрофильную вязкость цитоплазмы; алюминий, кобальт и молибден улучшают азотный и водный режимы; медь, молибден и бор изменяют обмен веществ в сторону усиления синтеза более гидрофильных коллоидов цитоплазмы (нуклеопротеидов) и повышения степени гидратации коллоидов. Следовательно, рациональное внесение элементов минерального питания перед посевом и в виде подкормок значительно влияет на количество коллоидов, степень их гидратации, вязкость цитоплазмы и на характер обмена веществ, что приводит к повышению засухоустойчивости.

СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

На Земле четвертую часть поверхности суши занимают засоленные почвы. Около половины этой территории приходится на нашу страну. Наибольшие площади засоленных почв находятся на юге Украины, Северном Кавказе, в Закавказье, Средней Азии, Казахстане, Нижнем Поволжье, степных районах Дона, Западной и Восточной Сибири и др. В этих районах высокая степень инсоляции, усиливая испарение, способствует скоплению легкорастворимых солей грунтовых вод в верхнем корнеобитаемом слое почвы. Основными ионами засоления почв являются катионы натрия и анионы хлора, сульфата и карбоната. В зависимости от их соотношения в почве различают следующие виды засоления: сульфатно-хлоридное, хлоридно-сульфатное и содовое.

Сульфатно-хлоридное (приморское) засоление типично для береговых низменностей — дельты рек Волги, Нила, Тигра, Ефрата, Хуанхэ, Инда, Ганга, Меконга, Ла-Платы, Рейна, полейдеров Голландии.

Хлоридно-сульфатное (континентальное) засоление встречается на плато Центральной Азии, в Восточной Африке, Мексике, на Западно-Сибирской и Прикаспийской низменностях, в долинах рек Азии, Южной Европы, Северной Африки, Америки.

Содовое засоление широко распространено на речных террасах в муссонных тропиках Азии, в степях Австралии, саваннах Африки, пампасах Латинской Америки, в Калифорнии.

В течение года степень засоления почвы значительно изменяется. Наименьшее количество солей отмечается обычно в зимне-весеннее время, когда талые воды и обильные осадки вымывают их в грунтовые воды. В летне-осенний период содержание солей постепенно увеличивается, несмотря на обильные осадки или орошение, способствующие промывке почвы.

По отношению к засоленности почвы растения подразделяются на галофиты и гликофиты.

Галофиты — растения, выработавшие в процессе эволюции различные приспособления к условиям засоления (соленакопление — солерос, сведа; солевыведение — тамарикс). **Гликофиты** — растения, не имеющие таких приспособлений (культурные растения). Гликофиты могут расти и развиваться только на незасоленных поч-

вах. Засоленность снижают с помощью различных мелиоративных мероприятий по промывке почвы, устройству дренажной системы. Однако полного опреснения почвы при этом не происходит, добиваются лишь уменьшения концентрации солей до допустимой нормы, при которой возможно выращивание сельскохозяйственных культур с незначительным нарушением у них обмена веществ.

От степени засоления зависит и степень нарушения обмена веществ в растительной клетке. Особенно сильно такое нарушение проявляется в начале воздействия солей на цитоплазму. Затем процессы нормализуются и клетка приспосабливается к новым условиям среды. При этом наименьшие нарушения наблюдаются у тех органоидов клетки, которые выполняют самые важные функции для жизнедеятельности организма. Такими органоидами являются ядро, полирибосомы, митохондрии и эндоплазматический ретикулум, обладающие значительными функциональными резервами для сохранения наследственности. Примером этому служит изменение функциональной активности РНК и ДНК. При возрастании засоления активность нуклеиновых кислот снижается из-за блокирования сначала отдельных частей, а затем и всех молекул простыми щелочерастворимыми белками — гистонами. Благодаря этому явлению снижается интенсивность синтетических процессов метаболизма, энергетическая эффективность дыхания и общая энергообеспеченность организма. При этом на восстановление нормального обмена веществ расходуется большое количество нуклеотидов, и клетка вынуждена проводить обмен веществ на новом энергетическом уровне.

Резкое нарушение обмена веществ определяется быстрым проникновением ионов солей через корни во все остальные органы растения. Предельная концентрация солей в клетках зависит от биологических свойств цитоплазмы и уровня засоления. При накоплении солей в клетке происходят физиологические изменения: повышение осмотического потенциала, изменение водного режима и снижение общего содержания свободных радикалов. Если количество солей превышает допустимый уровень, то нарушения метаболизма возрастают, прогрессирует диспропорция между продуктами синтеза и гидролиза и организм гибнет. Выживание растений воз-

можно, если количество солей не превышает допустимый уровень, но снижен уровень метаболизма. В природе при достаточном засолении наблюдаются оба случая, что приводит к частичному выпадению растений и повышению солеустойчивости у оставшихся организмов.

Таким образом, механизм солеустойчивости растений заключается в понижении уровня метаболизма за счет уменьшения функциональной активности ядерной ДНК вследствие блокировки ее гистоновыми белками.

Задержка всходов — характерное явление на засоленных почвах. В молодом возрасте растения очень чувствительны к засолению. Клетки зародыша не могут увеличить сосущую силу, превышающую водоудерживающую силу почвенного раствора, и страдают от недостатка водоснабжения. Такое явление называется «физиологической засухой». При набухании семян воздушно-сухие биокolloиды развивают очень большую сосущую силу и хотя медленно, но поглощают воду из засоленного почвенного раствора. Если не произойдет рассоления из-за обильного дождя, то семена не наклевываются и не теряют всхожести, они как бы «консервируются». Даже у галофитов, для которых небольшой избыток солей стимулирует рост, при значительном засолении он тормозится, вплоть до полного ингибирования.

При засолении в период вегетации после временной приостановки роста, в течение которой у растения происходят защитно-приспособительные перестройки метаболизма, интенсивность его резко возрастает. Однако продолжительность интенсивного роста у растений на засоленной почве значительно меньше, чем на незасоленной. В результате общая высота и урожай на засоленных полях ниже.

При среднем уровне засоления у хлебных злаков образуется один главный стебель, а в колосе уменьшается число колосков, зерен и их абсолютная масса. Поэтому у растений различают биологическую и агрономическую солеустойчивость.

Биологическая солеустойчивость (солевыносливость) определяется пределом засоления, при котором растение способно завершить онтогенез и сформировать всхожие семена. Агрономическая солеустойчивость характеризует растение со стороны степени уменьшения его продуктивности при засолении по сравнению с неза-

соленым фоном. Оба вида солеустойчивости у растений тесно связаны с экологическими условиями места их происхождения и основного ареала возделывания. Высокая устойчивость злаковых культур объясняется тем, что их родиной являются районы Северной Африки и Юго-Восточной Азии, где много засоленных земель. Происхождение бобовых связано с районами достаточного увлажнения и незначительного распространения засоленных почв (горные области Юго-Западной и Центральной Азии, Центральной Африки). При этом растения реагировали на засоление двояко: или повышалась их устойчивость, или сокращался вегетационный период. Поэтому скороспелые формы более солестойкие, чем позднеспелые. Однако у тех и у других при засолении сильно возрастает среднесуточный прирост в первую половину вегетации до дифференциации колоса в конусе нарастания, а затем резко снижается до нуля к фазам цветения — плодообразования. Процессы развития растений, наоборот, тормозятся в начале и ускоряются во второй половине онтогенеза, продолжительность онтогенеза несколько сокращается по сравнению с пресным фоном.

Таким образом, солеустойчивость растений в онтогенезе постепенно увеличивается и лишь снижается на период цветения. Вот почему при выращивании сельскохозяйственных культур на засоленных почвах во время цветения необходимо применять меры к рассолению почвы (полив, дренаж, органические удобрения).

ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ

Работа 18. Зависимость прорастания семян от степени набухания

Для прорастания семян необходима определенная степень набухания, которая зависит от состава запасных веществ семени.

Ход работы. Для опыта отсчитывают по 50 семян гороха, пшеницы и проса в трех повторностях, взвешивают с точностью до второго знака, помещают в химические стаканчики и заливают водопроводной водой. Через 1, 2, 4, 6, 12, 24 и 48 ч семена вынимают из стакана, обсушивают фильтровальной бумагой, взвешивают и вновь заливают свежей водопроводной водой. Прибавки в мас-

се, представ
ние о скорос
При дост
от исходной
чашки Петр
вят на прора
и третью пр
вании масса
нув 100%,
7 суток учи
Опыт по
различной
для прорас
воды.

Материал
весаами, чашки

Работ

Ход раб
семян (гор
их в чашк
и ставят в
чашку при
и третью
фильтрова
их суток е
торые уда
мян и дел
стание.

Матери
фильтровал

Раб

Для
различны
ботанны
неблагоп
ли расте
работки
у
вуж

се, представленные графически, дают ясное представление о скорости набухания семян.

При достижении 28—30% прибавки массы (считая от исходной) одну пробу каждого вида семян ставят в чашки Петри на прораствание; вторую пробу семян ставят на прораствание по достижении 60% прибавки массы и третью при 100% прибавки массы. Если при взвешивании масса семян перестает увеличиваться, не достигнув 100%, их также ставят на прораствание. Через 3, 5, 7 суток учитывают количество проросших семян.

Опыт показывает, что набухание семян протекает с различной скоростью и что семенам различных растений для прораствания необходимо неодинаковое количество воды.

Материал и оборудование. Семена, стаканчики, весы с разновесами, чашки для проращивания семян, фильтровальная бумага.

Работа 19. Влияние температуры на прораствание семян

Ход работы. Для опыта отсчитывают 3 раза по 100 семян (гороха, пшеницы, льна или др.). Раскладывают их в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу и ставят в различные температурные условия (первую чашку при температуре 20—25° С, вторую — при 7—10 и третью — при 0—5° С). Во время опыта следят, чтобы фильтровальная бумага не подсыхала. Начиная с третьих суток ежедневно считают число проросших семян, которые удаляют из чашек. По скорости прораствания семян и делают вывод о влиянии температуры на прораствание.

Материал и оборудование. Семена, чашки Петри, термометр, фильтровальная бумага.

Работа 20. Приемы предпосевной обработки семян, повышающие устойчивость к холоду и засухе

Для изучения устойчивости растений сравнивают различные приемы предпосевной обработки семян. Обработанные семена должны быть посеяны в почву при неблагоприятных условиях. По выживаемости или гибели растений судят об эффективности предпосевной обработки.

Ход работы. Закалку семян к холоду проводят, действуя на набухшие семена томата или других растений пе-

ременными температурами — $15-20^{\circ}\text{C}$ в течение 12 ч и $1-2^{\circ}\text{C}$ тоже в течение 12 ч. Продолжительность опыта 20 дней. При переносе семян на холод они часто смерзаются в комок, и оттаивать их надо постепенно. Закаленные семена высевают в почву, полученные из них растения более холодостойки и легко выдерживают морозы до $-3, -4^{\circ}\text{C}$. Обычно эти растения не повреждаются весенними заморозками.

Для предпосевной обработки семян (озимой пшеницы или др.) растворами солей в целях повышения морозоустойчивости растений их намачивают в 2%-ных растворах NaCl , KCl , CaCl_2 , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KH_2PO_4 и в воде до полного набухания и начала наклевывания (до 5% семян). Максимальный срок намачивания — 48 ч. После этого семена просушивают на воздухе до содержания в них воды 10—14%. Затем семена высевают в ящики или в открытый грунт. Морозоустойчивость растений определяют при естественном промораживании или в холодильных камерах. В последнем случае промораживание проводят в течение 5,5 ч при температуре -19°C . Через 10—15 дней подсчитывают число выживших растений и сравнивают результаты, полученные в разных вариантах опыта.

При закалке к засухе семена пшеницы или других культурных злаков намачивают в воде, давая ее из расчета 40—45% от воздушно-сухой массы семян (для семян подсолнечника берут 60% воды). Воду дают не сразу, а несколькими порциями по мере ее впитывания. Семена намачивают в течение двух суток, а затем подсушивают. Обработанные и контрольные (сухие) семена высевают в вегетационные сосуды с почвой, имеющей влажность 20—40—60 и 80% полной влагоемкости. Через некоторое время подсчитывают число выживших растений, определяют их воздушно-сухую массу и урожай.

Материал и оборудование. Семена; 2%-ные растворы солей (NaCl , KCl , CaCl_2 , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KH_2PO_4); весы и разновесы; термометр; вегетационные сосуды или глиняные вазоны.

Контрольные вопросы

1. В чем единство устойчивости растений и изменений условий среды?
2. Почему морозостойкое растение не может быть зимостойким?
3. Какова роль дыхания в устойчивости растений к избытку и недостатку воды?
4. Какие особенности солеустойчивости растений?

1. Биологическая устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды.
2. Гриневский, В. И. Физиология растений, 1974.
3. Иванов, В. И. Физиология растений, 1974.
4. Ленинский, В. И. Физиология растений, 1974.
5. Нерпина, В. И. Физиология растений, 1974.
6. Одум, В. И. Физиология растений, 1974.
7. Структурная физиология растений, 1975.
8. Физиология растений, 1975.
9. Физиология растений, 1975.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Биология развития растений.— М.: «Наука», 1975.
2. Гринева Г. М. Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода.— М.: «Наука», 1975.
3. Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений.— М.: «Наука», 1974.
4. Ленинджер А. Биохимия.— М.: «Мир», 1976.
5. Нерпин С. В., Чудновский А. Ф. Энерго- и массообмен в системе растение — почва — воздух.— Л.: Гидрометеиздат, 1975.
6. Одум Ю. Основы экологии.— М.: «Мир», 1975.
7. Структура и функции биологических мембран.— М.: «Наука», 1975.
8. Физиологические основы питания растений.— Киев: «Наукова думка», 1971.
9. Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений.— М.: «Наука», 1975.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
--------------------	---

Раздел первый

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Клетка — структурная и функциональная единица организма .	7
Белки	8
Аминокислоты и нуклеиновые кислоты	11
Ферменты	13
Углеводы	18
Липиды	21
Витамины	23
Защитные вещества клетки	25
Вода и минеральные соли	26
Молекулярный состав и органоиды клетки	27

Раздел второй

ВОДНЫЙ РЕЖИМ

Значение воды для организма	34
Состояние воды	37
Поглощение воды	39
Передвижение воды	41
Выделение воды	44
Водный баланс растений	47
Лабораторно-практические занятия	49

Раздел третий

УСВОЕНИЕ УГЛЕРОДА И ЭНЕРГИИ СВЕТА

Возникновение фотосинтеза	55
Значение фотосинтеза для живых организмов	56
Хлоропласты	58
Характеристика света	61
Особенности фотохимической реакции	64
Фотохимические реакции фотосинтеза	66
Биохимические реакции	68
Энергообмен растений	69
Внешние условия и фотосинтез	71
Фотосинтез и урожай	73
Лабораторно-практические занятия	74

Раздел четвертый

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Дыхание в онтогенезе	79
Дыхание — основа обмена веществ и энергии	81
Роль митохондрий в процессе преобразования энергии	84
Ферментная система переноса электрона и протона	85

Анаэробное окисление	87
Аэробное окисление	91
Внешние условия и дыхание	97
Лабораторно-практические занятия	99

Раздел пятый

КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Корень — орган поглощения элементов питания	103
Физиологическая характеристика элементов питания	109
Поглощение ионов корневым волоском	126
Круговорот веществ в природе	133
Диагностика минерального голодания растений	138
Применение удобрений и качество урожая	148
Лабораторно-практические занятия	156

Раздел шестой

ПРЕВРАЩЕНИЕ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Превращение и передвижение углеводов	167
Образование и распределение липидов	170
Синтез и гидролиз белков	176
Физиолого-биохимические процессы, протекающие при образо- вании семян и их прорастании	183
Влияние условий внешней среды на биосинтез органических веществ в растениях :	191
Лабораторно-практические занятия	195

Раздел седьмой

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост как процесс новообразования элементов структуры растения	200
Тропизмы, нутации, настии	215
Понятие об индивидуальном развитии как процессе онтогене- тического формообразования	218
Основные подходы к установлению разнокачественных эта- пов онтогенеза	222
Внутренние и внешние факторы старения и омоложения растений	228
Лабораторно-практические занятия	233

Раздел восьмой

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ВНЕШНИМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Генотипическая устойчивость растений к внешним условиям среды	236
Температуристойчивость растений	241
Водостойчивость растений	247
Солеустойчивость растений	255
Лабораторно-практические занятия	258
Библиографический список	261

*Евгений Павлович Алешин
Александр Александрович Пономарев*

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Редактор *И. И. Каримова*
Художественный редактор *З. П. Зубрилина*
Технический редактор *В. А. Боброва*
Корректор *Н. Ф. Крылова*

ИБ № 1846

Сдано в набор 18.12.78. Подписано к печати 04.05.79. Формат
84×108^{1/32}. Бумага тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать высо-
кая. Усл. печ. л. 13,86. Уч.-изд. л. 14,61. Изд. № 9. Тираж 35 000 экз.
Заказ № 825. Цена 60 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос»,
103716, ГСП, Москва, К-31, ул. Дзержинского, д. 1/19

Владимирская типография «Союзполиграфпрома»
при Государственном комитете СССР по делам издательств,
полиграфии и книжной торговли
600000, г. Владимир, Октябрьский проспект, д. 7

н
Омарев

рилина
рова

ти 04.05.79. Формат
турная. Печать высо-
9. Тираж 35 000 экз.

льство «Колос»,
кого, д. 1/19

афпрома»
там издательств,
и
ект, д. 7

60 коп.

В 1980 г. издательство «Колос» выпустит книгу Н. А. Блукет, Н. П. Соколовой, Т. В. Косякиной «Практикум по ботанике» — учебное пособие для средних сельскохозяйственных учебных заведений.



ИЗДАНИЕ



А. П. КОЗЛОВ. ВОПРОСЫ ТЕОРИИ И ПРАКТИКИ
ОБОЗНАЧЕНИЯ

